annales de zoologie écologie animale

INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
PARIS - GRIGNON
CHAIRE d'AGRICULTURE
CENTRE DE GRIGNON

inra

AZEA4.2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, PARIS-VII^e^. Tél. : 551-41-09.

Directeur général : J.-M. SOUPAULT

Directeur général adjoint : J. POLY

Inspecteurs généraux : A. CAUDERON, G. DROUINEAU, R. FÉVRIER, P. MORNET, R. PÉRO

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : J. POLY

Annales agronomiques.

— M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie.
— S. HÉNIN, Chef du Département d'Agronomie.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

— R. MAYER, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes.

Annales de Phytopathologie.

— H. DARPOUX, Chef du Département de Pathologie végétale.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

— E. BILIOTTI, Chef du Département de Zoologie.

Annales de Zootechnie.

— A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
— A. RÉRAT, Directeur de la Station de Recherches sur l'Élevage des Porcs, C. N. R. Z.

Annales de Technologie agricole.

— P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux.
— A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie et Physico-Chimie des Céréales et de leurs Dérivés, C. E. R. D. I. A., Le Noyer-Lambert, 91 - Massy.
— G. MOCQUOT, Chef du Département de Technologie des Produits animaux.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.

— G. FAUCONNEAU, Chef des Départements de Nutrition et d'Élevage.
— A. FRANÇOIS, Directeur de Recherches à l'I. N. R. A.
— C. THIBAULT, Chef du Département de Physiologie animale.

Annales des Sciences forestières.

— P. BOUVAREL, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F.
— J.-P. CHESNEAU, École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 54 - Nancy.
— J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

— P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique formelle, C. N. R. Z.
— B. VISSAC, Directeur de Recherche, Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

— J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91 - Bures-sur-Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

— P. MORNET, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales d'Hydrobiologie.

— R. FÉVRIER, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
— C. THIBAULT, Chef du Département de Physiologie animale.
— R. VIBERT, Directeur de la Station d'Hydrobiologie, 64 - Biarritz.

Annales d'Économie et de Sociologie rurales.

— D. BERGMANN, Chef du Département d'Économie et de Sociologie rurales.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION :

Services des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78 - VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

annales de zoologie écologie animale

Trimestriel

1972

Vol. 4 . N° 2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (2), 103-107.

CATALOGUE RAISONNÉ DES INSECTES DES ANTILLES FRANÇAISES (1)

4

COLEOPTERA : *BRUCHIDAE*

Y. DE LUCA

Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie,
École nationale supérieure agronomique,
Centre de Recherches, I. N. R. A.,
34 - Montpellier

Amblycerinae

Zabrotes semifasciatus BOHEMAN, 1839, *in* SCHÖNHERR *Gen. et sp. Cur.*, **5**, 137.

Saint-Barthélemy (localité typique).

Zabrotes subfasciatus BOHEMAN, 1833, *in* SCHÖNHERR *Gen. et sp. Cur.*, **1**, III.

Guadeloupe : Gourbeyre ; Saint-Barthélemy (localité typique) ; Martinique. Cosmopolite.

Espèce vivant dans les graines de nombreuses Fabacées.

Bruchinae

Acanthoscelides curtipennis PIC, 1927, *Mél. exot. ent.*, **48**, 11.

Guadeloupe (localité typique).

Acanthoscelides dufaui PIC, 1927, *Mél. exot. ent.*, **48**, 11.

Guadeloupe : Piton de Sainte-Rose, Route des Mamelles, Crête de Bouillante, Adultes sur rameaux fleuris de *Myrcia splendens* (SW) D. C. (Myrtacées).

(1) Voir les précédents fascicules du Catalogue parus dans :
1. *Ann. Épiphyties*, 1966, **17**, 247-262 (Lepidoptera, Sphingidés).
2. *Ann. Zool-Écol. anim.*, 1969, **1**, 107-120 (Dictyoptera : Blattaria, Mantida).
3. *Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1971, **3**, 79-96.

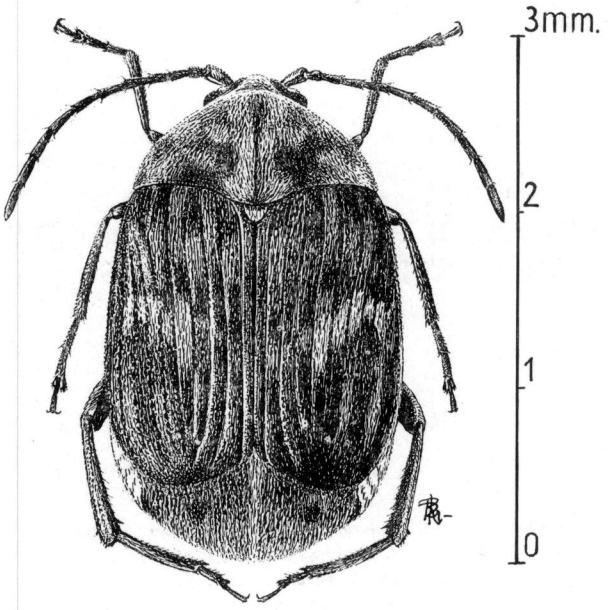

FIG. 1. — *Zabrotes subfasciatus*

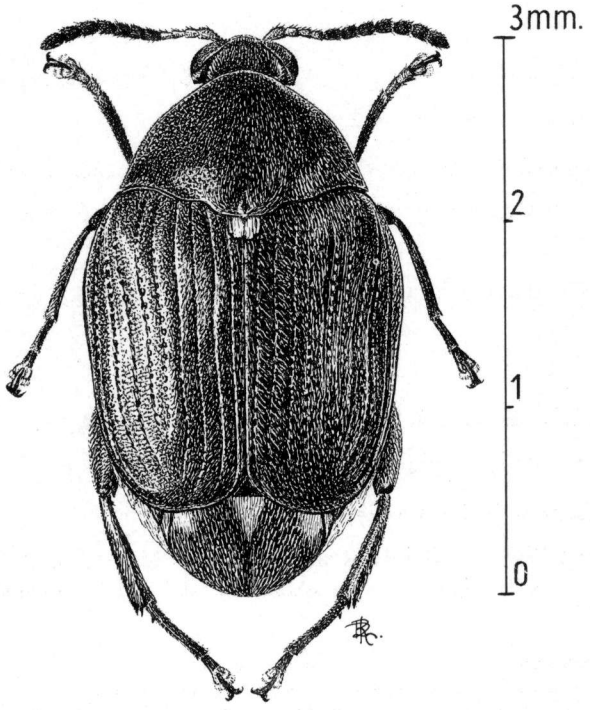

FIG. 2. — *Acanthoscelides dufaui*

Acanthoscelides guadeloupensis PIC, 1927, *Mél. exot. ent.*, **48**, 11.

Guadeloupe : Piton de Sainte-Rose, Les Mamelles, Crête de Bouillante, Anse Bertrand (Campêche, Savane Macane), Petit-Canal, Le Moule (Route des Grands Fonds), Adultes sur rameaux fleuris de : *Pithecellobium inguis-cati* (L.) MART. (Fabacées) ; *Amyris elenifera* L. (Rutacées) ; *Myrcia splendens* (SW) D. C. (Myrtacées).

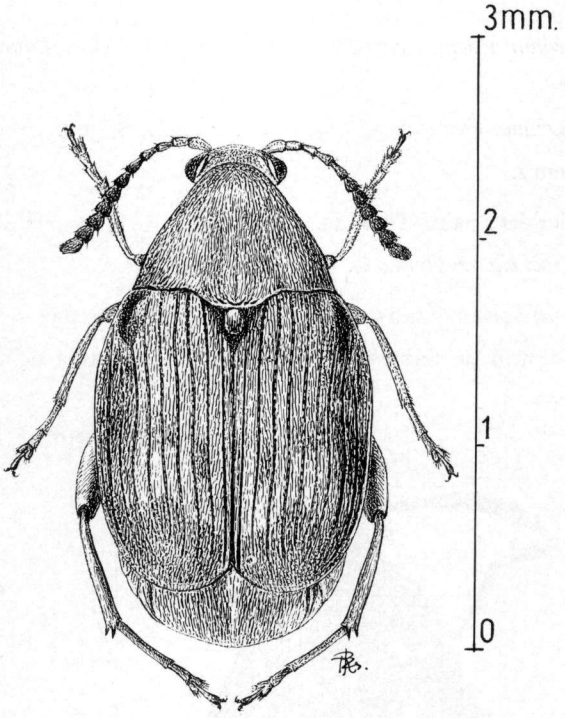

FIG. 3. — *Acanthoscelides guadeloupensis*

Acanthoscelides lherminieri FÄHRAEUS, 1839, *in* SCHÖNHERR *Gen. et sp. Cur.*, **5**, 37.

Guadeloupe.

Acanthoscelides obreptus BRIDWELL, 1942, *Rev. Chilena Histor. Nat.*, **44** (1940), 249-258 (= ? *A. mimosae* F.).

Guadeloupe : Petit-Bourg (Domaine Duclos).

Mexique ; Guatemala ; Panama ; Venezuela ; Colombie ; Pérou ; Chili ; Trinidad.

Adultes sur *Dolichos lablab* L. ; *Phaseolus lunatus* L. (Fabacées).

Acanthoscelides obtectus SAY, 1831, *Des. Cur. N. Am.*, 1.

Guadeloupe : Petit-Bourg (Domaine Duclos).

Cosmopolite.

Espèce vivant dans les graines de nombreuses Fabacées.

Acanthoscelides ochraceicolor PIC, 1913, *L'Échange*, **29**, 110.

Guadeloupe : Plage Ferry ; Saint-François (Pointe des Châteaux) ; Anse Bertrand (Anse Pitolet) ; Port-Louis (Cimetière) ; Martinique (Phare de la Caravelle) ; Colombie ; Costa Rica ; Bonnaire ; Mexique ; Pérou ; Grenade ; Jamaïque ; U. S. A. (Floride, Louisiane, Texas) ; Porto Rico ; Sainte-Croix ; Saint-John ; Saint-Vincent ; Tortola ; Trinité.

Adultes sur *Croton niveus* JACQUIN (Euphorbiacées), *Pithecellobium inguis-cati* L. (MART.) (Fabacées).

Caryedes podagricus FABRICIUS, 1801, *Syst. Eleuth.*, **2**, 309.

Saint-Barthélemy.

Brésil ; îles Vierges ; Saint-Thomas.

Adultes sur *Piscidia erythrina* L. (Fabacées).

Sennius instabilis SHARP, 1885, *Biol. Centr. Am. Col.*, **5**, 466.

Guadeloupe : Piton de Sainte-Rose ; Sainte-Rose (Plaine de Cluny, Nogent) ;

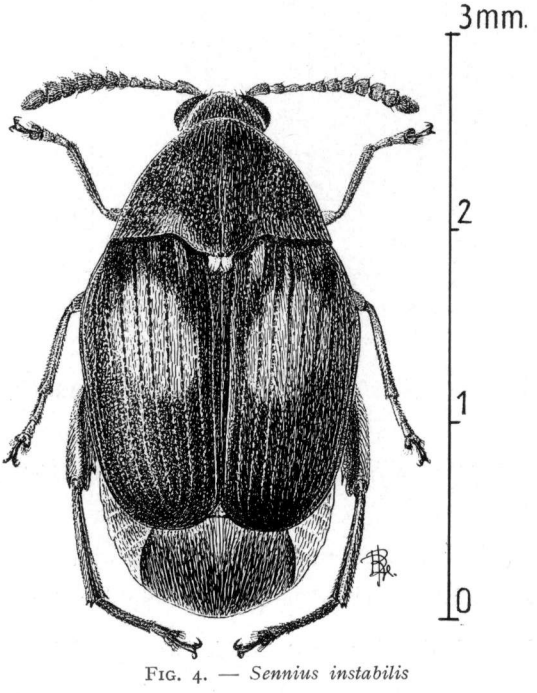

FIG. 4. — *Sennius instabilis*

Le Moule (Route des Grands Fonds) ; Anse Bertrand (Anse Pitolet) ; Petit-Canal (Port-Louis) ; Marie-Galante (Grand-Bourg).

Amérique Centrale ; Guatemala ; Honduras ; Mexique.

Adultes sur rameaux fleuris de *Pithecellobium inguis-cati* (L.) MART. (Fabacées), *Amyris elenifera* L. (Rutacées), *Myrcia splendens* (SW) D. C. (Myrtacées).

Stator sp. proche de *beali* (C. D. JOHNSON det.).

Martinique : le Prêcheur (Fond la Mare).

Adultes sur *Cassia* sp. (Fabacées).

Bruchus ervi FROHLICH, 1799, *Naturforsch.*, **28**, 57.

Martinique (sur lentilles).

Ancien monde.

Espèce importée vivant dans les graines de nombreuses Fabacées.

Callosobruchus chinensis LINNÉ, 1758, *Syst. Nat.* éd. X, **1**, 386.

Guadeloupe : Pointe-à-Pitre ; Martinique : Fort-de-France.

Cosmopolite.

Espèce vivant sur de nombreuses Fabacées.

Reçu pour publication en février 1972.

BIBLIOGRAPHIE FONDAMENTALE

BLACKWELDER R., 1946. Checklist of the Coleopterous insects of Mexico, Central America, West Indies and South America. *Smithsonian Instit. U. S. Nat. Mus. Bull.*, 185, part 4, 757-763.

BOTTIMER L. S., 1968. Notes on *Bruchidae* of America North of Mexico with a list of world genera. *Can. Entom.*, **100**, 1009-1049.

LUCA Y. de, 1965. Catalogue des Métazoaires parasites et prédateurs de Bruchides (Col.). *J. Stored Prod. Res.*, **1**, 51-98.

LUCA Y. de, 1970. *Idem* (2e note). *A. Soc. Hort. Hist. Nat. Hérault*, **110**, 81-88 ; 123-130 ; 177-184.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (2), 109-117.

EXPRESSION MATHÉMATIQUE DE QUELQUES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DE *XIPHINEMA* (*NEMATODA-DORYLAIMIDA*)

T. YOUNES

Faculté des Sciences,
Université libanaise, C. N. R. S. libanais,
Beyrouth (Liban)

Station de Recherches sur les Nématodes, I. N. R. A.,
06 - Antibes

RÉSUMÉ

L'analyse mathématique de la forme de l'habitus (position de relaxation) est effectuée chez deux nématodes : *Xiphinema index* et *X. mediterraneum*.

Il s'agit d'une spirale logarithmique dont l'équation est $\rho = a\, e^{m\,\theta}$; ρ représente le rayon-vecteur passant par le centre de la spirale, θ l'angle au centre formé par deux rayons-vecteurs dont un passe par l'extrémité de la queue, a et m sont deux constantes de l'équation : a représente la longueur du rayon-vecteur initial et m la pente de la droite de régression de θ sur $\log_e \rho$.

La comparaison de ces paramètres chez les deux espèces considérées, soit à l'état adulte, soit à l'état larvaire, montre que a est toujours le même, tandis que m varie selon l'espèce et selon le stade larvaire. Ce paramètre est plus faible chez les larves que chez les adultes et chez *X. mediterraneum* que chez *X. index*.

Par ailleurs, la morphologie caudale exprimée en partie dans le rapport Lq/Da (longueur de la queue/diamètre anal) peut être caractérisée, quant à la croissance, par un nouvel indice cq représentant la pente de la droite de régression de Lq/Da au cours des différents stades biologiques.

INTRODUCTION

L'habitus d'un nématode est la forme que prend l'animal mort ou à l'état de vie latente (voir Luc, 1963). Longtemps négligé il a été récemment signalé par Dalmasso (1969) comme critère pouvant servir à l'identification d'espèces ou de

groupes d'espèces chez le genre *Xiphinema*. Au même titre l'évolution de la morphologie de la queue apporte, selon cet auteur, des informations de première importance concernant la taxonomie et la phylogénie des espèces.

Il nous est apparu utile d'essayer de donner une définition mathématique plus stricte à ces deux caractères liés à la fois à l'évolution et à la croissance des espèces.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude de l'habitus est effectuée à partir de deux espèces de *Xiphinema : X. index* et *X. mediterraneum*.

X. index provient d'une population prélevée autour des racines de figuier, à Khiam (Liban) ; *X. mediterraneum* autour des racines de plusieurs plantes-hôtes : rosier, menthe, persil, vigne et figuier à Khiam, Tyr et Jbaïl (Liban).

Les nématodes sont montés dans de la glycérine, selon la technique classique de Seinhorst (1963). Le fixateur utilisé est le formaldéhyde acétique chaud FA 4 : 10.

Les artefacts dans les habitus, à la fixation ou au montage, ont été systématiquement écartés. Seuls les individus les plus représentatifs ont fait l'objet d'analyses.

L'analyse de l'habitus s'effectue sur des dessins exécutés à la chambre claire, et agrandis 100 fois.

Les données concernant l'évolution de la queue chez *Xiphinema pyrenaicum, X. neovuittenezi* et *X. rivesi* sont tirées de la thèse de A. Dalmasso (1970).

RÉSULTATS

A. — *Morphologie générale*

L'ajustement de la forme de l'habitus au modèle mathématique envisagé (la spirale logarithmique : $\rho = a\, e^{m\theta}$), est réalisé selon les étapes suivantes :

Il faut tout d'abord déterminer le centre O de la courbe. Ceci peut se faire par approximations successives, jusqu'à ce que l'angle spiral V soit constant (fig. 1 *a*, tabl. 1). En effet, la constance de cet angle est une propriété fondamentale de la spirale logarithmique.

Ensuite il convient de mesurer n rayons-vecteurs ρ_1, ρ_2, ρ_3 ... ρ_n, et les angles θ_1, θ_2, θ_3, ... θ_n, formés successivement par ces rayons-vecteurs et celui qui passe par l'extrémité de la queue.

On calcule alors le coefficient de corrélation et, dans le cas d'une corrélation linéaire de type $Y = aX + b$, des coefficients a et b.

D'autre part l'équation d'une spirale logarithmique ($\rho = a\, e^{m\theta}$) se transforme sur un système de coordonnées semi-logarithmiques, en une équation du type $\mathrm{Log}\ \rho = m\theta + \mathrm{Log}\ a$. Il importe donc de tracer la droite de régression de θ sur $\mathrm{Log}\ \rho$ et de déterminer les paramètres m et a : m représente la pente de la tangente à la courbe et est égal à la cotg de V, a représente le rayon-vecteur qui passe par l'extrémité de la queue. Ces paramètres permettent d'établir l'équation de la spirale logarithmique de diverses espèces.

Nous avons procédé à la détermination du coefficient de corrélation r de θ

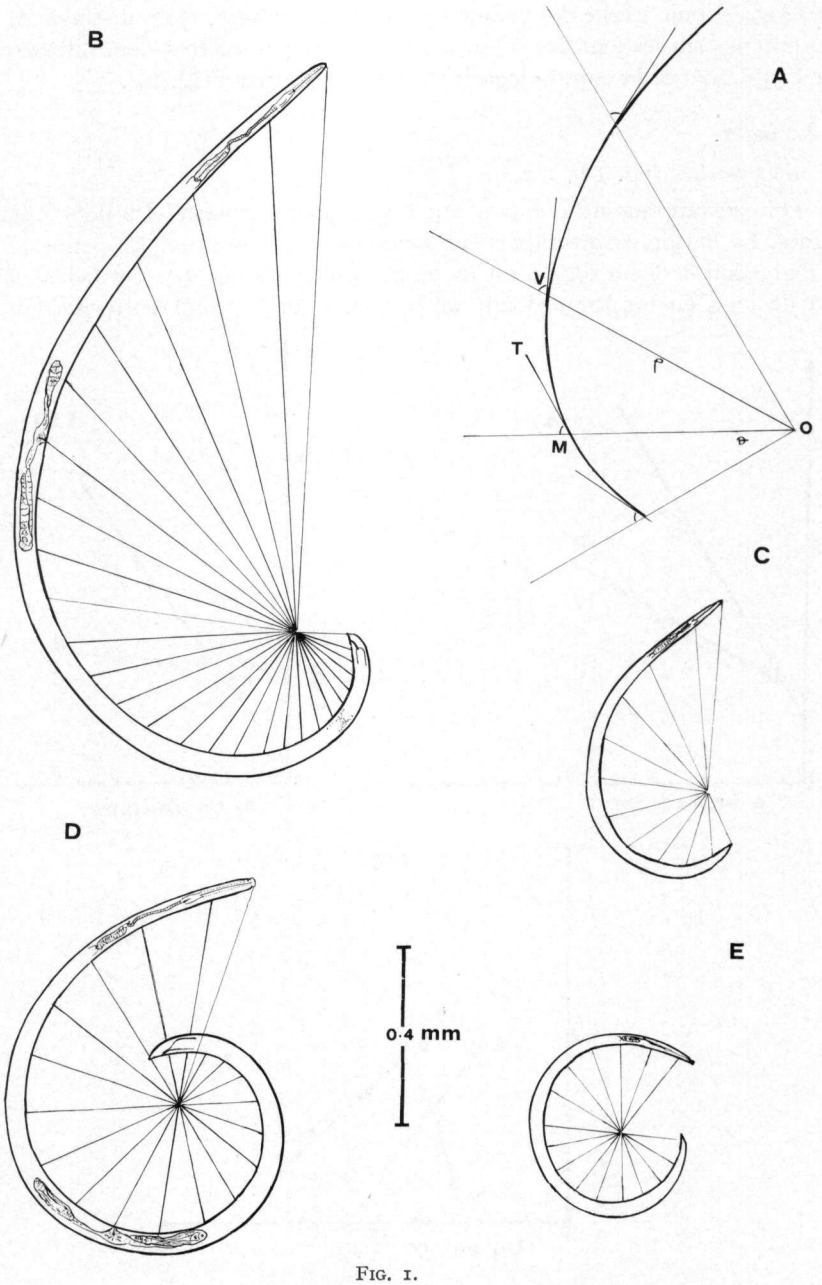

FIG. 1.

A — Détermination du centre O de la spirale logarithmique :
OM Rayon-vecteur
MT Tangente
V Angle spiral

B, C — *Xiphinema index:*
Habitus d'une femelle et d'une larve

D, E — *Xiphinema mediterraneum:*
Habitus d'une femelle et d'une larve

et de $\log_{10} \rho$, puis à celle des paramètres m et $\log_{10} a$ (tabl. 1) en distinguant les résultats obtenus sur les femelles et sur les larves. Ces paramètres nous ont permis d'établir l'équation de la spirale logarithmique décrite par l'habitus.

1. *X. index.*

a) *Femelles* (fig. 1 *b*, 2 *a* I).

On constate que les points ayant $\log_{10} \rho$ pour ordonnée et θ pour abscisse sont alignés. La liaison est pratiquement fonctionnelle et linéaire. La pente de la droite de régression de θ sur $\log_{10} \rho$ est de 0,226. Multipliée par 2,3 (coefficient de conversion de $\log_{10}$ en $\log_e$) elle donne $m = 0{,}52$. L'angle spiral correspondant est par

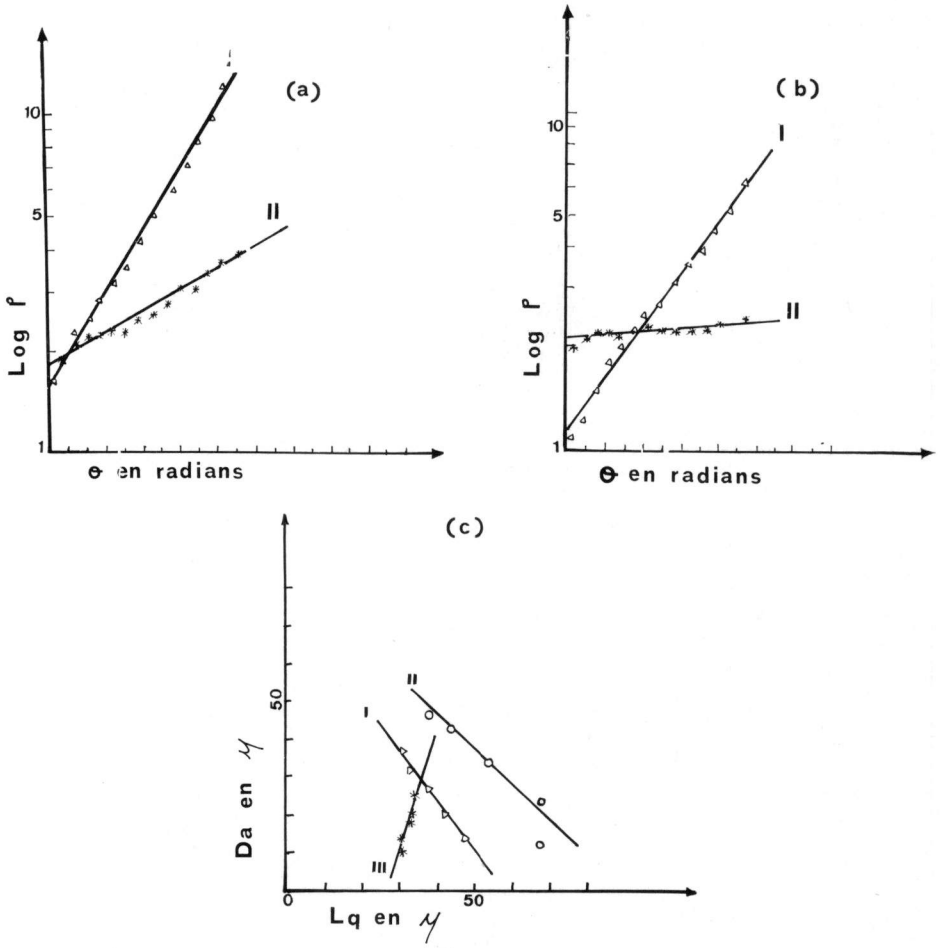

FIG. 2.

a, b — Droites de régression de $\theta/\log_{10}\rho$:
a *Xiphinema index* (I, femelle ; II, larve)
b *Xiphinema mediterraneum* (I, femelle ; II, larve)

c — Droites de régression de la longueur de la queue/diamètre anal (Lq/Da)
I *Xiphinema pyrenaicum*
II *Xiphinema neovuittenezi*
III *Xiphinema rivesi*

conséquent égal à V = 62,6° (1) ; celui-ci est pratiquement identique à celui observé sur l'animal même (tabl. 1) et qui est de 61,75°.

D'autre part $\log_{10} a$ est égal à 1,223, d'où $a = 16$. L'équation de la spirale de *X. index* femelle est :

$$\rho = 16\ e^{0.52\,\theta}$$

b) *Larves divers stades* (fig. 1 *c*, 2 *a* II).

De même que pour les femelles, l'habitus des larves décrit une spirale logarithmique, la corrélation entre θ et $\log_{10} \rho$ est linéaire. Les différents paramètres sont :

$r = 0{,}99$
$m = 0{,}18$
$\log_{10} a = 1{,}223$ d'où $a = 16$.
V = 79,6° identique à V observé (79,5°

L'équation de la spirale est donc la suivante :

$$\rho = 16\ e^{0.18\,\theta}\ (2)$$

TABLEAU I

Analyse de la covariance de $\log_{10} \rho$ *et de* θ *chez* X. index *et* X. mediterraneum

X. index

	Femelles			Larves		
	N	*m*	S^2	N	*m*	S^2
V	107	61,75°		30	79,5°	—
r	12	0,997	0,000 4	5	0,99	—
m	12	0,52	0,002 5	5	0,183	—
$\log_{10} a$	12	1,223	0,017 7	5	1,223	—

X. mediterraneum

	Femelles			Larves		
	N	*m*	S^2	N	*m*	S^2
V	71	75,4°	—	36	83,9°	—
r	13	0,994	0,00005	6	0,97	0,000 4
m	13	0,32	0,004	6	0,133	0,006
$\log_{10} a$	13	1,167	0,048	6	1,266	0,001

V : angle spiral observé.
r : coefficient de corrélation $\log_{10} \rho$ et de θ.
m : pente de la droite de régression de θ sur $\log_e$ de ρ.
a : ρ_0.

(1) En degrés et centièmes de degrés.
(2) Cette équation calculée sur des stades divers est donnée à titre simplement indicatif, mais ne saurait en aucun cas constituer une caractéristique larvaire, les spirales devant être étudiées séparément pour chacun des stades.

c) *Conclusion.*

La comparaison des paramètres m et a chez les femelles et les larves de *X. index* (tabl. 2) montre que la différence est très significative au niveau de m ($\varepsilon = 14{,}7$), tandis qu'elle est négligeable au niveau de a ($\varepsilon = 0{,}001$).

2. *X. mediterraneum.*

a) *Femelles* (fig. 1 *d*, 2 *b* 1).

Plus prononcée que celle de *X. index*, la spirale décrite par l'habitus de *X. mediterraneum* est fermée. On observe même parfois l'amorce d'une deuxième spire.

L'analyse de la covariance (tabl. 2) permet de déterminer :

$$r = 0{,}99$$
$$m = 0{,}32$$
$$\log_{10} a = 1{,}167 \text{ ; d'où } a = 15$$
$$V = 72{,}5^{\circ}$$

La différence avec celui observé sur le nématode ($V = 74^{\circ}$) n'est pas significative.

L'équation de la spirale de *X. mediterraneum* femelle est :

$$\rho = 15\, e^{0{,}32\,\theta}$$

b) *Larves* (fig. 1 *e*, 2 *b* II).

Pour les larves de *X. mediterraneum* les coefficients sont les suivants :

$$r = 0{,}97$$
$$m = 0{,}13$$
$$\log_{10} a = 1{,}226 \text{ ; d'où } a = 18$$
$$V = 82{,}4^{\circ} \text{ identique à V observé } = 83{,}9^{\circ}$$

L'équation de la spirale devient :

$$\rho = 18\, e^{0{,}13\,\theta}\ (1)$$

TABLEAU 2

Comparaison de la moyenne de m et de $\log_{10}$ a *chez* X. index *et* X. mediterraneum *en appliquant le test de Student*

Niveau de comp.	Termes de comparaison	ε calculé	ε théorique 95 p. 100	
m	*X. index* ♀ — *X. medit.* ♀	9,03	2	significatif
	X. index ♀ — *X. index* (larves)	14,7	2,1	*d°*
	X. index (larves) — *X. medit*, (larves)	3,35	2,26	*d°*
	X. medit. ♀ — *X. medit.* (larves)	5,7	2,1	*d°*
a	*X. index* ♀ — *X. medit.* ♀	0,77	2	N S
	X. index ♀ — *X. index* (larves)	0,001	2,1	*d°*
	X. index (larves) — *X. medit.* (larves)	2,15	2,26	*d°*
	X. medit. ♀ — *X. medit.* (larves)	1,11	2,1	*d°*

(1) Voir *N. B.*, p. 113.

c) *Conclusion.*

Comme chez *X. index*, la comparaison des paramètres *m* et *a* chez *X. mediterraneum* (tabl. 2) montre que *m* seul diffère significativement chez les larves et les adultes ($\varepsilon = 5{,}73$), tandis que *a* reste pratiquement le même ($\varepsilon = 1{,}11$).

Par ailleurs, une comparaison de ces paramètres chez *X. index* d'une part et *X. mediterraneum* de l'autre (tabl. 2) montre que les différences sont toujours significatives au niveau de *m* et non significatives au niveau de *a*. Cette conclusion est valable aussi bien pour les femelles que pour les larves.

B. — *Morphologie de la queue*

La dimension moyenne de ce caractère est relevée chez les différents stades du développement larvaire (L_1, L_2, L_4 et adulte) (1). Les deux caractères Lq et Da figurent sur un système de coordonnées rectangulaires (fig. 2 *c*). L'analyse de la covariance (tabl. 3) montre, entre ces caractères, l'existence d'une corrélation très forte du type linéaire. Le coefficient de corrélation *r* est toujours égal ou supérieur à 0,9. La pente de la droite de régression représente le taux de la croissance relative de ces caractères.

TABLEAU 3

Évolution des caractères Lq-Da chez trois nématodes

X. pyrenaïcum, X. neovuittenezi *et* X. rivesi

X. pyrenaïcum		*X. neovuittenezi*	*X. rivesi*
Lq-Da	*r* — 0,98	— 0,98	0,91
	a — 0,9	— 1,62	2,70
	b 82,02	88,25	— 71,65
N	68	42	50

r représente le coefficient de corrélation.
a et *b* sont les paramètres de l'équation $Y = aX + b$.

On constate une forte corrélation négative chez *X. pyrenaicum* et *X. neovuittene-zi* ($r = 0{,}98$; — 0,98). La pente de la droite de régression aussi négative est significativement différente chez les deux espèces (— 0,09 ; — 1,62).

Au contraire cette corrélation est positive chez *X. rivesi*. La pente de la droite de régression est positive (2,70). En effet, la longueur de la queue chez l'adulte se développe aussi bien en longueur qu'en largeur.

Cette pente traduisant l'évolution de la queue au cours du développement du

(1) Ces données sont tirées de la description de *X. pyrenaicum*, *X. neovuittenezi* et *X. rivesi* (DALMASSO, 1969).

nématode constitue un nouvel indice cq qui permet d'exprimer l'évolution et la croissance de la queue chez les différents stades biologiques.

C'est ainsi que *X. pyrenaicum* possède un cq = — 0,9 ; *X. neovuittenezi* cq = — 1,6 et enfin *X. rivesi* avec un cq = 2,9.

DISCUSSION

Ainsi la forme particulière de l'habitus des *Xiphinema* se rattache à une spirale logarithmique.

1° L'équation de la spirale peut constituer un critère de détermination dans la taxonomie de *Xiphinema*. On peut supposer que cette position correspond à une dépense énergétique minimale, dans laquelle le taux de métabolisme serait très faible.

2° La spirale logarithmique se rencontre sur d'autres organismes, habituellement dans les tissus morts (coquilles de mollusques et de foraminifères, cornes et défenses d'animaux divers...).

Selon d'Arcy W. Thompson (1963) elle représente la croissance de l'organisme. La pente de la tangente à cette courbe traduirait le taux de cette croissance. Les différences observées au niveau de *m* correspondraient donc aux différents taux de croissance des espèces.

3° Comme pour l'habitus, la croissance caudale exprimée mathématiquement doit permettre de préciser la notion de groupes d'espèces tels que définis par Dalmasso (1970) et d'apprécier les rapports phylogéniques entre *Xiphinema*.

Reçu pour publication en février 1972.

REMERCIEMENTS

J'adresse mes vifs remerciements à MM. M. Ritter et A. Dalmasso de la Station de Recherches sur les Nématodes à Antibes, ainsi qu'à MM. J. Brun et J.-M. Legay, professeurs à la Faculté des Sciences de Lyon pour leurs conseils et leurs suggestions.

SUMMARY

MATHEMATICAL EXPRESSION OF SOME MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF *XIPHINEMA* GENUS (*NEMATODA : DORYLAIMIDA*)

Mathematical analysis of the outline « habitus » (relaxed position of the nematode) is carried on two species : *Xiphinema index* and *X. mediterraneum*.

This outline is concording with an equiangular spiral : $\rho = a\, e^{m\,\theta}$; ρ represents the vector radius, θ the angle formed by two vector radius, one of those joining the end tail to the spiral center, *a* and *m* are constants of the equation : *a* represents the length of the initial vector radius and *m* the angular coefficient of regression line : $\theta / \log_e \rho$.

Compared parameters of *Xiphinema index* and *X. mediterraneum*, adults as larva, show that *a* is constant while *m* changes significatively. *m* is smaller for larvae than for adult stages and smaller for the second species.

On the other hand the tail morphology, expressed partialy by Lq/Da (tail length/anal diameter) may be characterized, by growing indice ; cq, *i. e.* the angular coefficient of regression line given by Lq/Da observed during its development.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DALMASSO A., 1969. Études anatomiques et taxonomiques des genres *Xiphinema*, *Longidorus* et *Paralongidorus*. *Mém. Muséum nat. Hist. nat.* Série A Zool., **61** (2), 32-82.

DALMASSO A., 1970. *Contribution à l'étude des* Longidoridae *de France* (Nematoda : Dorylaimida). Thèse Fac. Sci., Nice, pp. 189.

D'ARCY W., THOMPSON, 1963. *On growth and form: The equiangular spiral.* 2e ed. Cambridge U. P. Vol. II, 748-873.

LUC M., DALMASSO A., 1963. Trois nouveaux *Xiphinema* associés à la vigne. *Nematologica*, **9**, 531-541.

SEINHORST J. W., 1963. On the killing, fixation and transferring to glycerin of nematodes. *Nematologica*, **8**, 29-32.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (2), 119-128.

ÉTUDE HISTOPATHOLOGIQUE DE L'ANGUILLULOSE DES FEUILLES DU CHRYSANTHÈME SUR CULTURES MONOXÉNIQUES

J.-C. CAYROL et Simone COMBETTES
avec la collaboration technique de M^me^ Henriette AUGÉ

Station de Recherches sur les Nématodes,
Centre de Recherches, I. N. R. A.,
06 - Antibes

RÉSUMÉ

Une étude histopathologique de la maladie vermiculaire du chrysanthème occasionnée par l'anguillule des feuilles *Aphelenchoides ritzemabosi* (SCHWARTZ, 1911), STEINER, 1932, a été entreprise à partir de plantules cultivées aseptiquement.

— D'une part, cette étude nous a permis de montrer que, si le nématode possède à lui seul un pouvoir hautement pathogène, il détermine en revanche, dans ces conditions, l'apparition de symptômes différents de ceux observés dans la nature. En particulier, on n'observe dans aucun cas le brunissement classique du feuillage sous forme de taches limitées aux nervures, mais au contraire un jaunissement progressif en « tache d'huile » de tout le limbe. Des études seront poursuivies afin de montrer si le brunissement habituellement constaté résulte d'une action synergique entre les *Aphelenchoides* et certains autres organismes.

— D'autre part, nous avons pu montrer que le nématode n'a pas seulement un rôle direct sur le parenchyme par les lésions qu'il provoque avec son stylet, mais qu'il a aussi une action indirecte due à ce qu'il induit dans les tissus foliaires la formation d'hormones de croissance et de division.

INTRODUCTION

L'anguillulose des feuilles de chrysanthème occasionnée par le nématode phytoparasite *Aphelenchoides ritzemabosi* (SCHWARTZ, 1911) STEINER, 1932, est une affection connue depuis longtemps. Elle a été décrite plusieurs fois entre 1900 et 1910 par des auteurs étrangers. En France, CHIFFLOT l'a signalée et identifiée dès 1902.

Les symptômes en sont trop connus pour que l'on insiste sur leur description. Rappelons que la première manifestation du parasite, se caractérise par l'apparition

de légères taches brunâtres à la face inférieure des feuilles de la base. Au fur et à mesure de la généralisation de l'infestation, ces taches s'étendent et le limbe noircit.

La forme très particulière de ces plages brunes limitées par les nervures (fig. 1) caractérise habituellement la maladie. Étant donné que les affections végétales ne sont pas toujours dues à un seul agent pathogène mais résultent bien souvent de l'action synergique de plusieurs organismes, nous avons voulu préciser quelle était la part exacte du nématode dans cette maladie vermiculaire.

En outre, nous avons recherché si *A. ritzemabosi* est susceptible d'induire, dans les chrysanthèmes attaqués, une formation anormale d'hormones comme cela a déjà été signalé pour d'autres nématodes et avec d'autres plantes.

L'étude histopathologique que nous avons entreprise nous a permis sinon de préciser le mode d'action exact du nématode, tout au moins de montrer les répercussions de sa présence dans les tissus de l'hôte.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. — *Culture de l'hôte et du parasite*

L'hôte utilisé dans nos essais est un chrysanthème à grosses fleurs de la variété « le Soleil », que nous avons cultivé à l'état de petites boutures sur le milieu gélosé nutritif de Skoog (1950). Ce milieu est placé dans des tubes à essai de 25 × 200 mm à raison de 20 cm³ par tube. Après bouchage, ces tubes sont autoclavés puis, lorsque le substrat s'est solidifié, on procède à la mise en culture des jeunes boutures. Ces dernières sont constituées par de petits fragments de tige d'environ 2 cm de long que l'on sectionne à la base d'un nœud. Les feuilles sont soigneusement enlevées et les boutures ainsi préparées sont soumises à la désinfection suivante : passage rapide dans l'alcool à 96°, séjour de 30 mn dans une solution d'hypochlorite de calcium à 6 p. 100, rinçage répété trois fois dans de l'eau stérile. On place ensuite aseptiquement une bouture par tube et, une dizaine de jours plus tard, des racines et des feuilles font leur apparition et la plantule commence à se développer. C'est alors que l'on procède à la contamination des chrysanthèmes à l'aide d'*A. ritzemabosi*.

Les nématodes utilisés proviennent de plantes malades récoltées chez un horticulteur de la région d'Antibes (06). Ils sont désinfectés par immersion pendant 5 minutes dans un bain de bromure de cétyltriméthylammonium (cetavlon) à 1 p. 1 000, suivie d'un rinçage à l'eau stérile, puis d'un séjour d'un quart d'heure dans le diacétate d'hibitane (diacétate de bis-p-chlorophényldiguanidohexane) à 5 p. 1 000 et enfin d'un dernier rinçage avant contamination des cultures.

Cette contamination s'opère aseptiquement de la manière suivante : dix nématodes désinfectés sont placés sur un petit cube de substrat gélosé à 0,5 p. 100 stérilisé, d'environ 2 mm d'arête. Ce petit cube est ensuite déposé délicatement sur une feuille de la plantule et les nématodes le quittent pour aller infester le végétal.

Nous préférons personnellement cette méthode à l'introduction des parasites dans une goutte d'eau, car dans ce dernier cas les animaux sont fortement retenus par capillarité dans la gouttelette infestante et éprouvent une certaine difficulté à s'en dégager pour gagner l'hôte. De la sorte, beaucoup d'entre eux périssent, faute de nourriture, avant d'avoir pu se libérer de cette force capillaire intense.

Dans le cas de l'infestation sur bloc gélosé, les nématodes pénètrent aisément au sein du substrat peu concentré et ne risquent donc pas d'être soumis à une dessication en surface qui entraînerait leur mort. En outre, une fois déposé sur le végétal, ce morceau de gélose ne retient nullement les parasites qui s'en échappent avec toute facilité pour gagner l'hôte.

B. — *Méthode d'étude histologique*

Afin de suivre l'évolution de la maladie vermiculaire dans les feuilles infestées, nous avons effectué régulièrement des coupes histologiques colorées à la safranine vert-lumière. Cette méthode présente l'avantage de fournir une coloration nucléaire de très bonne qualité, donnant des indications précieuses quant à l'activité des cellules.

Les feuilles sont fixées dans le Craf III (SASS, 1958) pendant 18 heures, puis rincées à l'eau courante durant 24 heures. On procède ensuite à la déshydratation et à l'éclaircissement des tissus dans les séries d'alcool-toluène, puis à l'inclusion dans la paraffine.

Les coupes sont faites à 10 microns d'épaisseur, colorées à la safranine vert-lumière et montées dans le baume du Canada.

II. — RÉSULTATS

Nous donnerons d'abord les résultats obtenus quant à l'évolution des symptômes de la maladie vermiculaire lorsqu'on est placé dans des conditions monoxéniques, puis nous verrons ensuite quels sont les renseignements que nous fournissent les coupes histologiques en ce qui concerne l'action du nématode sur les tissus de l'hôte.

A. — *Évolution des symptômes en culture monoxénique et discussion des résultats*

A l'emplacement où le morceau de gélose infestant a été déposé sur une feuille, on aperçoit une semaine plus tard environ une zone claire d'environ 10 mm². Observée en éclairage diascopique, cette zone apparaît complètement translucide, totalement dépourvue de chlorophylle. Assez rapidement (approximativement 10 jours), cette décoloration s'étend en tache d'huile à tout le limbe et même au pétiole. La feuille perd alors toute consistance, se ramollit et pend le long de la tige.

Dès l'instant où la décoloration a commencé à s'étendre sur le limbe de la feuille infestée, un grand nombre de nématodes ont quitté cette dernière pour aller attaquer des feuilles voisines. Sur celles-ci, on voit alors apparaître des décolorations qui cette fois, au lieu d'être localisées en un seul point, sont disséminées sur toute la surface du limbe. Ceci correspond au fait que l'infestation n'est pas ici localisée comme lors de la contamination initiale à l'aide du fragment de gélose, mais qu'elle est au contraire dispersée au gré des points de pénétration des nématodes. L'évolution des symptômes est identique à celle précédemment décrite, à savoir, extension généralisée de la décoloration et flétrissement du limbe. Dans aucun cas, nous n'avons noté de brunissement du feuillage en taches anguleuses limitées par les nervures.

Ces résultats qui prouvent indubitablement que le nématode possède à lui seul un pouvoir pathogène important, s'avèrent très différents de la symptomatologie observée habituellement sur la même variété de chrysanthème lorsqu'elle est cultivée dans les conditions naturelles. Dans ce cas en effet, les symptômes sont ceux classiquement décrits, à savoir brunissement progressif du limbe par plages limitées aux nervures (fig. 1).

Ceci corrobore l'hypothèse de WALLACE (1961) qui, bien qu'ayant montré que le brunissement des feuilles de chrysanthèmes ne soit pas dû à une action synergique entre *A. ritzemabosi* et le champignon *Sporobolomyces roseus*, pense néanmoins qu'il peut provenir de l'association du nématode avec un ou plusieurs autres micro-organismes non encore déterminés.

De tels cas sont fréquents et l'on peut notamment citer l'exemple bien connu de l'association entre une bactérie, *Corynebacterium fascians* et les nématodes *A. fragariae* (RITZEMA-BOS, 1890 ; CHRISTIE, 1890) ou *Ditylenchus dipsaci* (KÜHN,

1857 ; FILIPJEV, 1936), association qui provoque l'apparition d'un « gaufrage » caractéristique du feuillage, gaufrage qui ne se manifeste pas lorsque les deux organismes agissent séparément (PITCHER et CROSSE, 1958).

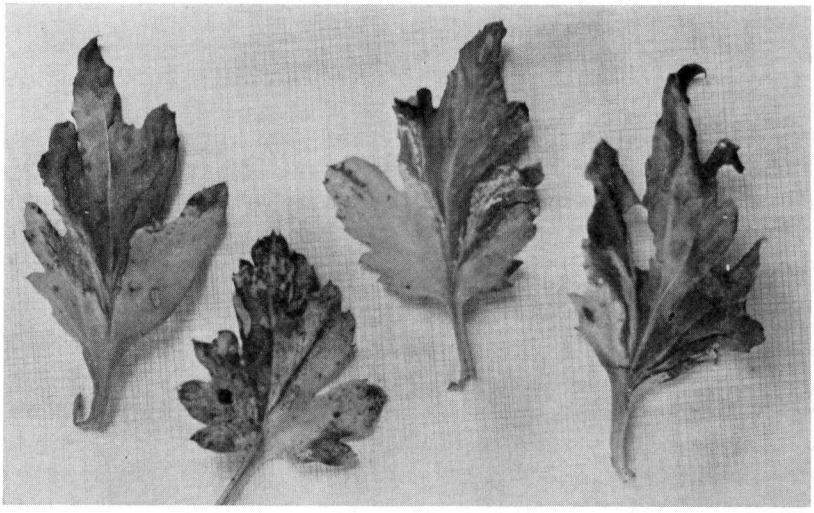

FIG. 1. — *Symptômes classiques d'attaque de feuilles de chrysanthèmes par* Aphelenchoides ritzemabosi

L'utilisation des cultures aseptiques, qui permet d'associer dans le milieu des organismes connus, constitue un moyen tout à fait pratique pour définir de telles synergies et nous nous proposons de poursuivre nos investigations dans ce domaine afin de préciser la cause du brunissement observé dans la nature chez les chrysanthèmes atteints d'anguillulose.

B. — *Action des nématodes sur les tissus de l'hôte et discussion*

L'examen des coupes histologiques que nous avons effectuées permet de montrer que le nématode agit sur l'hôte, à la fois directement par les lésions qu'il provoque avec son stylet et indirectement par modification du métabolisme cellulaire.

Au début de l'attaque on constate que l'épiderme foliaire est perforé en certains points et que quelques cellules du parenchyme sous-jacent présentent également des lésions. Dans tous ces tissus les chloroplastes ont totalement disparu. Les cellules non attaquées entourant les zones blessées ont des parois épaisses, un cytoplasme dense et très coloré (fig. 2). Les noyaux, difficiles à voir du fait de cette intense coloration, y sont plus gros que la normale.

Au fur et à mesure de l'extension de l'attaque, on assiste à une dégradation progressive de la structure foliaire. De vastes cavités prennent naissance au sein du parenchyme et plus particulièrement à proximité des faisceaux vasculaires (fig. 3). Dans ces cavités on peut apercevoir des nématodes (fig. 4) et parfois des œufs. Ces cavités sont séparées des cellules adjacentes par une couche épaisse, fortement colorée.

FIG. 2. — *Les cellules entourant les zones attaquées ont des parois épaisses et un cytoplasme dense, très coloré*

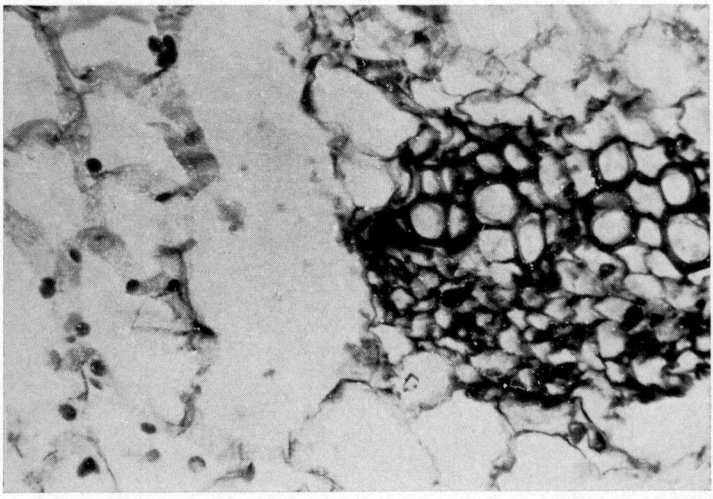

FIG. 3. — *Cavité occasionnée par les nématodes autour d'un faisceau de nervures*

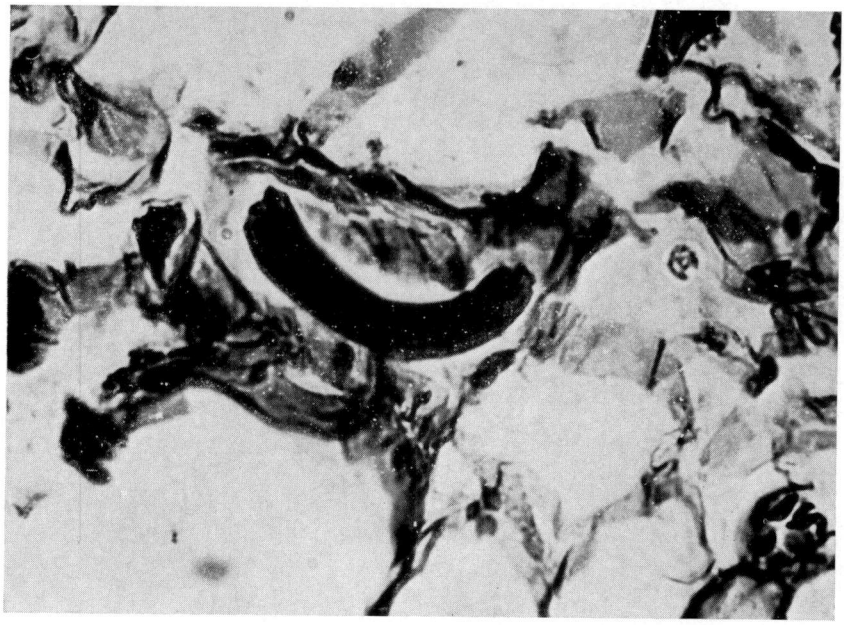

FIG. 4. — *Nématode à l'intérieur d'une cavité dans le parenchyme*

FIG. 5. — *Cellules de taille normale cloisonnées en plusieurs petites cellules*

Les cellules encore intactes entourant les zones malades possèdent toujours des parois épaisses, un cytoplasme dense très coloré avec un noyau hypertrophié. Dans quelques cas, des figures mitotiques ont pu être aperçues à l'intérieur de ces cellules. En certains endroits du parenchyme on observe des plages au niveau desquelles les cellules de taille normale sont cloisonnées en plusieurs cellules plus petites (fig. 5).

L'infestation gagnant progressivement tout le limbe, on assiste à une destruction totale des cellules foliaires. Celles-ci sont complètement vidées, sans chloroplastes, et leurs membranes sont déformées et affaissées donnant l'image d'un « puzzle ». De vastes lacunes irrégulières peuvent être observées çà et là au sein de cet ensemble dégradé (fig. 6). Les nématodes se déplacent librement dans ce chaos

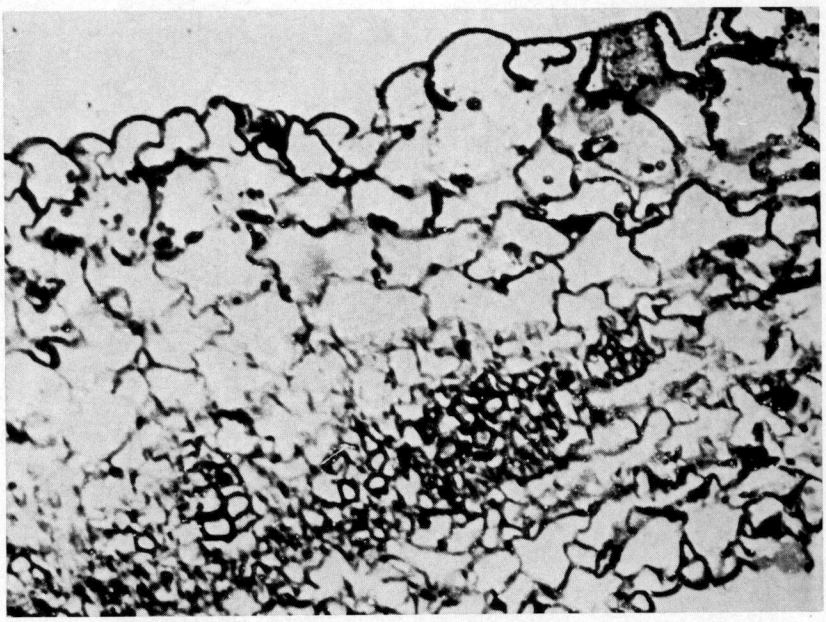

FIG. 6. — *Feuille en fin d'attaque. Les cellules vides déformées se disposent en puzzle*

tissulaire (fig. 7) à la recherche de cellules encore indemnes. Il est à noter que les cellules des faisceaux nervuraires ne sont pas attaquées et conservent toujours une structure normale.

De même, toutes les coupes que nous avons effectuées dans les tiges n'ont jamais révélé la présence de nématodes à l'intérieur des tissus vivants, en dépit de la très forte population nématologique présente dans chaque tube de culture. En revanche, nous avons pu observer un grand nombre d'*Aphelenchoïdes* à l'extérieur parmi les poils couvrant la tige, certains ayant la tête enfoncée dans l'épiderme et paraissant se nourrir en ectoparasite (fig. 8).

Beaucoup d'*A. ritzemabosi* étant présents dans le milieu gélosé qui constitue le substrat et s'y déplaçant aisément parmi les racines, nous avons voulu vérifier s'ils étaient capables de pénétrer et d'infester les tissus radiculaires. Toutes les

coupes effectuées ont montré que ces tissus sont absolument sains et indemnes de nématodes.

Il résulte de cette étude histologique qu'*A. ritzemabosi* est un parasite stricte-

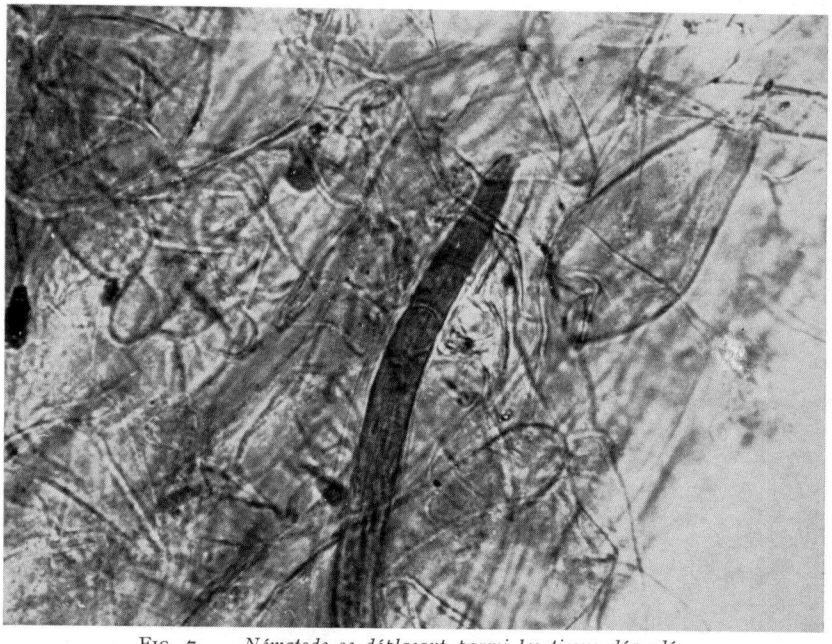

FIG. 7. — *Nématode se déplaçant parmi les tissus dégradés*

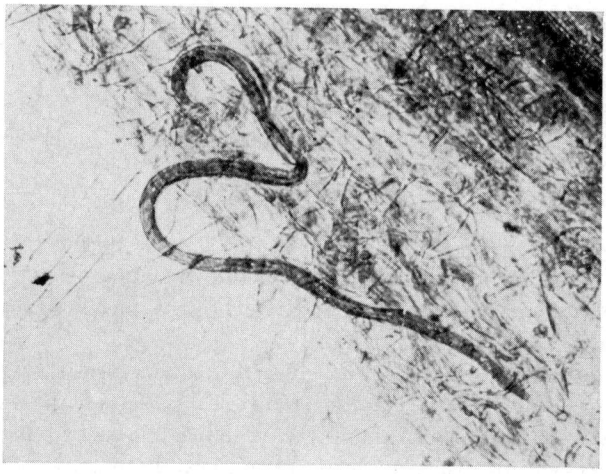

FIG. 8. — *Nématode se nourrissant en ectoparasite sur une tige de chrysanthème*

ment inféodé aux tissus foliaires auxquels il occasionne des dommages très importants. Contrairement aux observations de FILIPJEV et SCHUURMANS-STEKHOVEN (1941) nous constatons que, dans notre cas, les parasites ne rentrent pas seulement

par les stomates, mais sont aussi capables de pénétrer dans la feuille en perforant l'épiderme. Il se peut que les conditions artificielles de culture en tubes produisant des tissus assez tendres soient à l'origine de cette différence. Les dommages occasionnés apparaissent très voisins de ceux observés avec *Ditylenchus dipsaci* sur les plants de pommes de terre (QUANJER, 1927) et sur la luzerne (KRUSBERG, 1961). Ces auteurs notent comme nous une disparition des chloroplastes et la formation de cavités où abondent les nématodes. Ils signalent aussi, que les cellules attaquées se déforment et s'affaissent, rendant les tissus flasques et jaunâtres.

La présence de cellules à protoplasme dense et gros noyau, où des figures mitotiques sont parfois observables, a été déjà signalée par KRUSBERG (1961), dans les feuilles de luzerne. L'existence de telles cellules à aspect méristématique a aussi été mentionnée par J. B. GOODEY (1939) qui les dénomme « cellules nourricières ». Selon cet auteur de telles cellules se formeraient sous l'action d'une forte concentration des sécrétions salivaires du nématode qui précipiterait les éléments du protoplasme.

Étant donné que des travaux plus récents relatifs à l'étude de l'action des nématodes sur les tissus hôtes indiquent que les modifications cellulaires observées paraissent d'origine hormonale (KRUSBERG, 1961 ; YU et VIGLIERCHIO, 1964) nous pensons personnellement que dans le cas du chrysanthème, la stimulation constatée chez les cellules jouxtant les tissus parasités est aussi induite par des auxines.

De même, compte tenu des résultats obtenus par KRUPASAGAR et BARKER (1966) qui ont noté une concentration accrue de kinetines dans des tissus de tabac infestés par *Meloïdogyne incognita*, il semble que l'existence, dans les tissus foliaires de chrysanthèmes, de plages montrant des cellules normales recloisonnées en cellules plus petites, est l'indice de la présence de telles hormones de division.

Qu'il s'agisse des hormones de croissance ou de division, nous ne pouvons dire actuellement si elles sont produites directement par les nématodes, comme l'indiquent NOLTE et KOHLER (1952), ou si elles résultent de la transformation indirecte d'un précurseur par un enzyme injecté par le parasite (KRUSBERG, 1961).

Nous comptons éclaircir ce problème en complétant cette approche histopathologique par des études biochimiques appropriées.

Reçu pour publication en février 1972.

SUMMARY

HISTOPATHOLOGICAL STUDY OF THE CHRYSANTHEMUM LEAVES EELWORMS DISEASE IN MONOXENIC CULTURES

An histopathological study of the chrysanthemum disease induced by the leaf nematode *Aphelenchoïdes ritzemabosi* (SCHWARTZ, 1911) STEINER, 1932 has been undertaken on aseptic plants cultures.

— On the one hand, this study showed that the eelworm itself without any other associated organism induces important damages but that symptoms occuring then are very different from those commonly observed in the nature. Particularly we have never observed the typical bounded leaf browning but on the contrary a whole yellowing of the total limb.

— On the other hand, this study showed that there is not only a direct eelworm effect due to the nematode stylet but an indirect effect also due to the induction of hormones (growth and dividing substances) in plant tissues.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHIFFLOT J., 1902. Sur l'origine de certaines maladies des chrysanthèmes. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **134**, 196-198.

FILIPJEV I. N., SCHUURMANS-STEKHOVEN J. R., 1941. A manual of agricultural helminthology. *E. J. Brill.*, Leiden, 878 p.

KRUPASAGAR V., BARKER K. R., 1966. Increased cytokinin concentrations in tobacco infected with the root-knot nematode *Meloïdogyne incognita* (ABSTRACT). *Phytopathology*, **56**, 885.

KRUSBERG L. R., 1961. Studies on the culturing and parasitism of plant parasitic nematodes, in particular *Ditylenchus dipsaci* and *Aphelenchoïdes ritzemabosi* on alfalfa tissues. *Nematologica*, **6**, 181-200.

PITCHER R. S., CROSSE J. E., 1958. Studies on the relationship of eelworms and bacteria to certain plant diseases. II. Further analysis of the strawberry cauliflower disease complex. *Nematologica*, **3**, 244-256.

QUANJER H. M., 1927. Een aaltjesziekte van de aardappelplant, de aantastingswijze en de herkomst van haar oorzaak, *Tylenchus dipsaci* KÜHN. *Tijdschr. Plziekt.*, **33**, 137-172.

SASS J. E., 1958. Botanical microtechnique. *Iowa State College Press, Ames* 3nd édition, 228 p.

SKOOG F., 1950. Chemical control of growth and organ formation in plant tissues. *Ann. Biol.*, **26**, 545-562.

WALLACE H. R., 1961. Browning of chrysanthemum leaves infested with *Aphelenchoïdes ritzemabosi*. *Nematologica*, **6**, 7-16.

YU P. K., VIGLIERCHIO D. R., 1964. Plant Growth Substances and Parasitic Nematodes. I. Root knot nematodes and Tomato. *Exp. parasit.*, **15**, 242-248.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (2), 129-149.

APHIDES ET TRAITEMENTS INSECTICIDES DU POMMIER

I. — Facteurs des pullulations aphidiennes sur le pommier

L. BONNEMAISON
avec la collaboration technique de S. Warin

Station centrale de Zoologie,
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
78 - Versailles

RÉSUMÉ

La numération des populations aphidiennes et de leurs ennemis a été faite pendant quatre années consécutives dans un verger de pommiers qui n'a jamais reçu de traitement insecticide ou fongicide. Bien que les conditions écologiques fussent particulièrement favorables à la multiplication des prédateurs et des parasites, on a constaté que les populations de pucerons étaient importantes chaque année : *Dysaphis plantaginea* au printemps, *Aphis pomi* en été, *Eriosoma lanigerum* au printemps ou en automne (sur les variétés sensibles). Les possibilités des diverses méthodes de prévision des traitements aphicides sont discutées.

INTRODUCTION

Les buts de ce travail étaient de préciser les points suivants dans un verger de la Station n'ayant jamais reçu de traitement fongicide ou insecticide :

— importance numérique et économique des diverses espèces de pucerons nuisibles au Pommier dans la région parisienne ;
— action des facteurs abiotiques sur les pucerons en relation avec les particularités phénologiques de plusieurs variétés de Pommier.

Dans une note ultérieure, il sera étudié les facteurs conditionnant le choix des insecticides et des dates des traitements à appliquer contre les Aphides et les principaux ennemis animaux du Pommier dans les conditions écologiques du Bassin parisien (lutte intégrée ou concertée).

A. — TECHNIQUES EXPÉRIMENTALES

Les espèces de pucerons nuisibles au Pommier dans la région parisienne sont :

— le P. lanigère (*Eriosoma lanigerum* HAUSM).
— le P. du Pommier et des Graminées (*Rhopalosiphum insertum* WLK.).
— le P. vert du Pommier (*Aphis* (*Aphidula*) *pomi* DE GEER.).
— le P. cendré du Pommier (*Dysaphis plantaginea* PASS.).
— les P. des galles rouges (*D. anthrisci* CB, *D. brancoi* CB, *D. chaerophylli* CB, *D. radicola* MORDW.), ces dernières espèces étant peu fréquentes.

Les observations ont toutes été faites dans un verger de 3 200 m² comprenant des pommiers de diverses variétés plantées de 1958 à 1966, et quelques pêchers, cerisiers, pruniers, abricotiers, ainsi que des fusains d'Europe. Aux environs immédiats de ce verger, se trouvaient des parcelles cultivées en plantes annuelles (Céréales, Colza, Betteraves, Pomme de terre) et en Luzerne, ainsi qu'une route bordée de larges bandes enherbées, comprenant principalement des Graminées, du Plantain lancéolé et diverses Composées.

Afin de satisfaire, au moins partiellement, les buts mentionnés précédemment et de ne pas consacrer un temps trop considérable aux numérotations, on a adopté les techniques suivantes :

1° Les relevés ont été faits sur des lots de 5 arbres en gobelet, âgés de 9 ans, des variétés Reine des reinettes et Golden delicious. Des observations parallèles ont parfois été faites sur des sujets plus jeunes des mêmes variétés.

2° Les notations phénologiques ont été faites suivant la méthode de FLECKINGER (1948).

Afin d'étudier d'une façon plus précise les fluctuations des populations aphidiennes et les causes de ces fluctuations, on avait initialement envisagé de marquer 100 feuilles porteuses de fondatrices de chaque espèce, et d'observer le développement de leur descendance ainsi que les facteurs limitants qui intervenaient sur ces populations. Les notations faites dans cette voie en 1967 ont montré que beaucoup de fondatrices ou de *fundatrigeniae* disparaissaient ou abandonnaient la feuille et même le rameau ; finalement, on ne relevait sur les rameaux qu'un nombre infime de *fundatrigeniae*.

En conséquence, les relevés ont été effectués en trois séries :

1° Les notations relatives à l'éclosion, à la population, au développement et à la mortalité des fondatrices de *R. insertum* et de *D. plantaginea* ont été faites sur 50 rameaux de 5 arbres en gobelet. Une étiquette numérotée était placée sur un rameau de 20 feuilles porteur d'une ou de plusieurs jeunes fondatrices et, pour chaque rameau, les numérations concernaient l'ensemble des 20 feuilles ; elles ont cessé à la mortalité totale des fondatrices.

2° A partir du début de la reproduction des *fundatrigeniae* aptères, on a étiqueté 10 nouveaux rameaux de 20 feuilles présentant une ou plusieurs *fundatrigeniae* de *D. plantaginea*. On notait, tant pour les pucerons isolés que pour les « colonies », les aptères et les larves au 4^{e} stade d'une part, les ailés et les nymphes d'autre part.

3° Les pucerons verts (A. *pomi*) n'affectionnent que certains arbres et en délaissent totalement d'autres de la même variété. 10 rameaux infestés ont été marqués dès le début du printemps sur de jeunes sujets.

Les notations relatives au Puceron lanigère ont porté sur 10 rameaux de la variété Reine des Reinettes qui est particulièrement sensible à cette espèce.

4° Lors des relevés de populations aphidiennes, on dénombrait également sur l'ensemble des rameaux de 20 feuilles marqués au nom de chaque espèce de puceron, les larves et les adultes de Capsides, d'Anthocorides, les œufs et larves de Planipennes (Chrysopides et Hémérobiides), les œufs, larves et adultes de Coccinellides, les œufs et les larves de Syrphides, les larves de Cécidomyies, les pucerons parasités par des Hyménoptères.

Ces diverses notations, effectuées tous les 5 à 10 jours, ont permis d'établir, par décade ou par quinzaine, des graphiques indiquant, rapportés à 100 rameaux de 20 feuilles, les populations aphidiennes, les nombres de prédateurs ou de parasites propres à chaque espèce.

On a mis en place, à 10-30 m de la lisière et du verger, divers types de piège : piège jaune ordinaire de 50 × 50 cm fixé sur un support à 0,60 m du sol, et des pièges lumineux (BONNEMAISON, 1970 *a*).

Les quatre espèces sur lesquelles ont porté les observations se différencient par les points suivants :

— *R. insertum* et *D. plantaginea* sont dioeciques et ne se trouvent plus en général sur la plante-hôte primaire dès la fin mai pour *R. insertum* et le début de juillet pour *D. plantaginea*.

— *A. pomi* et *E. lanigerum* restent toute l'année sur le Pommier ; ils permettent donc, dans une certaine mesure, la persistance des prédateurs et des parasites spécifiques.

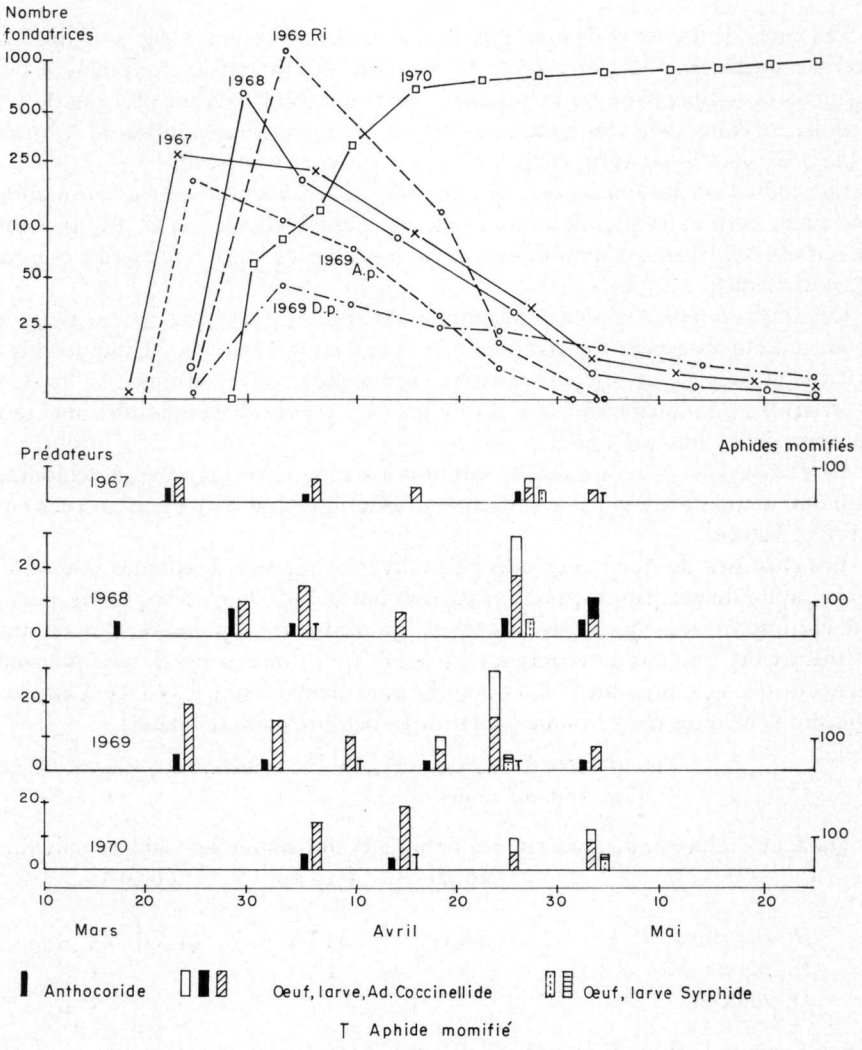

FIG. 1

En haut : Nombre global, sur 100 rameaux, de fondatrices à différents stades larvaires ou adultes de *R. insertum*, *D. plantaginea* et *A. pomi* en 1967 et 1968 ; nombre de fondatrices en 1969 de *R. insertum* (*R. i*), *D. plantaginea* (*D. p.*) et *A. pomi* (*A. p.*) ; courbe cumulative des fondatrices aux 1er ou 2e stades en 1970.

En bas : Nombres d'Anthocorides, de Coccinelles à l'état d'adulte, d'œuf ou de larve, d'œufs et de larves de Syrphides, relevés sur 100 rameaux en 1967, 1968, 1969 et 1970.

B. — RÉCAPITULATION DES RELEVÉS EFFECTUÉS EN 1967, 1968, 1969 et 1970

1. — *Année 1967*

Les mois de février et de mars ont été anormalement chauds (fig. 8, températures moyennes mensuelles : 6,2 et 7,5°C) : les éclosions des fondatrices ont débuté à la mi-mars mais la température de la première décade d'avril n'ayant été que de 6,7, la croissance larvaire a été très lente et les premières fondatrices adultes de *R. insertum* ont été observées le 19 avril, celles de *D. plantaginea* le 21 avril.

La production des *fundatrigeniae* (*f.*) *alatae* de *R. insertum* a été assez importante dès le 22-25 avril et les premières nymphes ont été relevées le 2 mai (fig. 2) ; les nymphes ont été relativement nombreuses entre le 5 et le 15 mai ; il n'y avait plus aucun *Rhopalosiphum* le 1er juin.

Les *D. plantaginea* se sont multipliés à partir du 30 avril (fig. 3) ; les nymphes de *f. alatae* ont été observées à partir du 8 mai, mais l'émigration n'a été importante qu'à partir du 15 mai ; des *f. apterae* se trouvaient encore sur les arbres à la fin de juin.

A. pomi s'est multiplié à partir du 15 mai (fig. 4) et les pucerons ailés ont été assez nombreux du 15 juin au 5 août.

Le *Puceron lanigère* a été très rare durant tout le printemps ; les colonies ont commencé à apparaître dans la 3e décade d'août et se sont fortement accrues en septembre et octobre.

Les captures de gynopares ailées des diverses espèces d'Aphides dans les bacs colorés ou lumineux (BONNEMAISON, 1970 *a*) ont débuté le 5 août (fig. 8), mais elles n'ont été importantes que dans la seconde quinzaine de septembre, le maximum de captures ayant lieu aux environs du 15 octobre ; les prises de *R. insertum* ont été élevées entre le 13 septembre et le 13 octobre avec un maximum les 10, 11 et 12 octobre ; les pucerons récoltés dans la nuit du 11 au 12 octobre comprenaient :

96 p. 100 de gynopares de *R. insertum*
4 p. 100 de mâles

Quelques relevés effectués sur les pommiers ont donné les chiffres suivants :

	28-30-9	1-10-10	11-20-10
R. insertum	22 GL	25 GL	41 GL 23 ♂
D. plantaginea.....	2	1	1 ♂
D. radicola			1 ♂

La figure 5 indique les nombres des gynopares ailées, des femelles sexuées aux 1er, 2e et 3e stades ou au 4e stade et adultes des diverses espèces d'Aphides inféodés au Pommier, relevés sur 100 rameaux de 20 feuilles, ainsi que la chute des feuilles de la variété Reine des Reinettes.

Prédateurs et Parasites. — Les figures 1 et 6 mentionnent les prédateurs (Anthocorides, œufs, larves, adultes de Coccinelles, œufs et larves de Syrphes) ou le nombre des pucerons momifiés par divers Hyménoptères. *A. pomi* a été assez fortement

attaqué du début à la fin septembre par des larves de Cécidomyies ainsi que par *Entomophthora planchoniana* CORNU.

Quelques Coccinelles adultes, peu actives, ont été relevées du 20 septembre au 17 octobre (*Adalia bipunctata* et *Coccinella septempunctata* en septembre, *A. bipunctata* et *Exochomus quadripustulatus* en octobre). Ces Coccinelles consommaient très peu de pucerons. Des œufs de Syrphes ont été trouvés jusqu'au 24 octobre et des larves aux 2e, 3e et 4e stades jusqu'au 30 otobre.

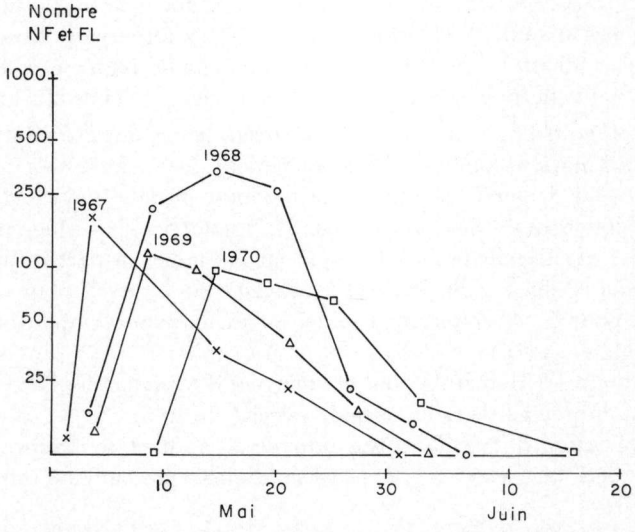

FIG. 2. — *Nombre de* fundatrigeniae alatae *de* R. insertum *à l'état de nymphes au 4e stade ou d'adultes, relevés en 1967, 1968, 1969 et 1970 sur 100 rameaux*

2. — *Année 1968*

En 1968, les mois d'avril et de juin ont été relativement plus chauds qu'en 1967, les mois de février, mars et mai plus froids (fig. 8), mais la température de la 3e décade de mars a été très élevée (10,6°C).

La figure 9 montre, qu'à la date du 25 mars, il y avait un retard végétatif des bourgeons floraux d'une dizaine de jours par rapport à l'année 1967 ; ce décalage avait disparu le 3 mai.

R. insertum et *D. plantaginea*. — A l'automne 1967, les populations de gynopares de *R. insertum* ont été importantes au printemps 1968, les fondatrices ont été relativement peu nombreuses eu égard au nombre d'œufs d'hiver qui avaient été déposés sur les arbres en observation. Les éclosions des fondatrices de *R. insertum* et de *D. plantaginea* ont débuté le 24 mars (fig. 1 et 9) : la figure 1 indique le nombre global de fondatrices aux divers stades de *R. insertum*, *D. plantaginea* et *A. pomi* relevés sur 100 rameaux. Les premières fondatrices adultes de *R. insertum* et les premiers émigrants ont été observés le 16 avril et le 8 mai ; l'émigration s'est terminée le 6 juin pour *R. insertum*, et le 2 juillet pour *D. plantaginea*.

A. pomi. — Les fondatrices d'*A. pomi* n'ont été trouvées que sur deux arbres et

le graphique n° 4 ne concerne que ces deux sujets ; la population d'aptères, puis d'ailés, s'est très rapidement accrue, ce qui a entraîné le dessèchement des rameaux attaqués. Une autre série de notations a été faite sur des jeunes rameaux infestés naturellement vers la mi-juin. La population a régressé lentement en août et en septembre. Les femelles sexuées adultes et les œufs d'hiver ont été observés à partir de la deuxième décade d'octobre.

E. lanigerum. — Les premières virginopares aptères adultes ont été trouvées le 20 avril, mais la reproduction n'a été élevée qu'à la fin du mois de mai ; les colonies situées sur les grosses branches ont rapidement diminué à la fin de juillet mais, dès les premiers jours d'août, sont apparues de très nombreuses petites colonies à la base des pétioles foliaires ; ces colonies ont rapidement régressé à la fin du mois d'août et une nouvelle multiplication a été observée au début du mois d'octobre.

Prédateurs et parasites. — Les adultes d'Anthocorides ont été relativement nombreux dès la mi-mars et ont contribué fortement à la chute des populations de *D. plantaginea* et d'*A. pomi* au cours de la première décade d'avril (fig. 1).

La régression brutale des populations de fondatrices est due, pour une large part, à l'activité des Coccinelles adultes qui ont été notées à partir du 26 mars pour *E. quadripustulatus*, du 5 avril pour *A. bipunctata*, du 23 avril pour *C. septempunctate*, du 6 mai pour *C. decempunctata*, ainsi qu'au mauvais temps (fortes chutes de grêle et de neige le 3 avril).

Quelques pontes d'Hémérobes ont été relevées le 5 avril et les larves de Syrphides étaient assez nombreuses dans la seconde décade de juin.

La multiplication d'*A. pomi* a été enrayée en août et septembre par une forte pullulation de Cécidomyies et *E. planchoniana*, ainsi que par une intense fumagine.

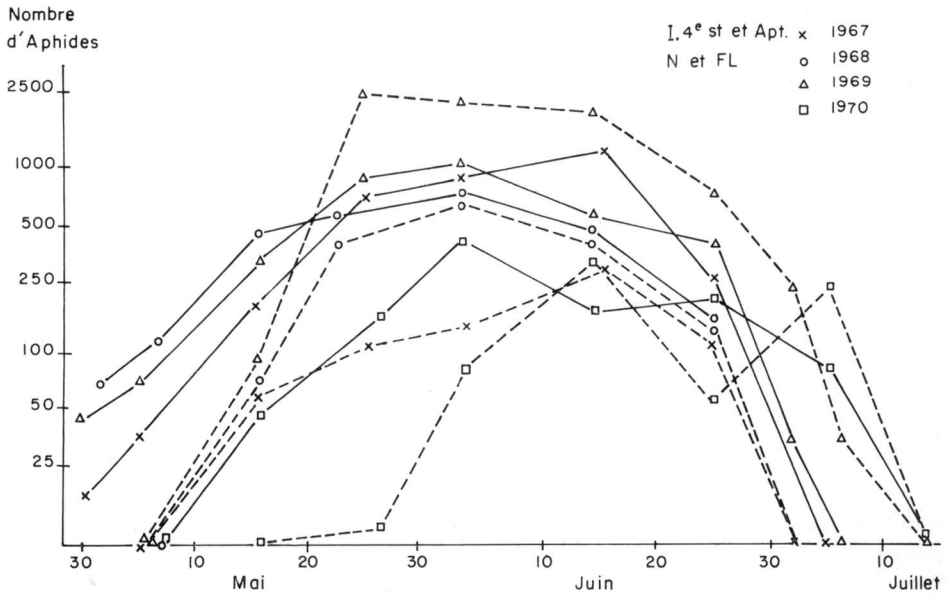

FIG. 3. — *Nombre de* f. apterae *de* D. plantaginea *à l'état de larves au 4e stade ou adultes* (en trait plein), *de* f. alatae *à l'état de nymphes au 4e stade ou adultes* (en pointillé), *relevés en 1967, 1968, 1969 et 1970 sur 100 rameaux.*

3. — *Année 1969*

Les mois de février et de mars ont été très froids et la température moyenne du mois de mai beaucoup plus forte qu'en 1967 et 1968 (fig. 8).

R. insertum et *D. plantaginea.* — On a relevé à l'automne 1968 la présence de 679 œufs d'hiver sur 25 rameaux ; ces 679 œufs ont donné 290 l_1 de fondatrices, soit un pourcentage moyen d'éclosion de 42,7 ; les pourcentages d'éclosion par rameau ont varié de 31 à 100 p. 100.

Les éclosions des fondatrices des deux espèces ont débuté le 20 mars et les premières fondatrices adultes ont été notées les 15-17 avril.

Les captures d'Aphides dans les bacs colorés ou lumineux ont été plus importantes du début de mai à la fin juillet en 1969 qu'en 1968 ; les vols de gynopares et de mâles ont débuté le 10 septembre et ont été extrêmement importants du 1er au 10 octobre. *R. insertum, nymphae* L. et *padi* L. constituaient 93 p. 100 des prises du 1er au 15 septembre, 91 p. 100 du 16 au 30 septembre ; les pourcentages de gynopares et de mâles de *R. insertum* dans l'ensemble des prises ont été de 4,1 et 1,1, 4,8 et 1,5, 16,7 et 23,6 pour les première, deuxième et troisième décades d'octobre (Bonnemaison, 1970).

Cependant, les gynopares ne furent observées sur les pommiers qu'à dater du 10 octobre, alors qu'elles pullulaient sur le Cerisier du Japon (*Cerasus serrulata*).

A. pomi. — Les éclosions des œufs d'hiver ont débuté le 22 mars et les fondatrices adultes ont été observées à partir du 15 avril. Les populations d'aptères et d'ailés ont rapidement augmenté et ont présenté un maximum respectivement les 20 et 30 mai ; elles sont restées importantes pendant tout l'été.

E. lanigerum. — Le Lanigère s'est multiplié lentement à partir de la mi-mai et a régressé ensuite ; il a été très rare jusqu'à la fin de l'année.

Prédateurs et parasites — Les Anthocorides et les Coccinelles ont été relativement. nombreux au printemps ; des larves de Syrphes ont été trouvées le 25 avril ; les Coccinelles et les Anthocorides ont brusquement fait régresser la population aphidienne à partir du 20 juin.

4. — *Année 1970*

Les températures des mois de février, mars et avril ont été très basses et les précipitations importantes (fig. 8) ; cela a entraîné un retard du développement des bourgeons (fig. 9) par rapport aux années 1967, 1968 et 1969.

Il avait été relevé à l'automne 1969 la présence de 1 135 œufs sur 100 rameaux. La notation de l'éclosion des fondatrices a été faite de la façon suivante : les larves de fondatrices étaient enlevées au fur et à mesure de leur éclosion et le graphique n° 1 indique la somme des relevés effectués tous les 2 à 5 jours. On a dénombré un total de 975 larves (soit 85,9 p. 100 d'éclosions), mais on a constaté, sur 76 rameaux, la présence d'un nombre de fondatrices supérieur au nombre d'œufs noté à l'automne 1969 : cela prouve que les fondatrices circulent activement ou tombent sur les rameaux inférieurs ; on a constaté que les fondatrices aux 1er ou 2e stades se déplaçaient davantage sur la variété Golden que sur la variété Reine des Reinettes.

Les premières fondatrices adultes ont été observées le 2 mai pour *R. insertum* et *A. pomi*, le 8 mai pour *D. plantaginea.*

R. insertum et *D. plantaginea.* — La population de *R. insertum* s'est accrue rapidement durant la deuxième décade de mai mais elle a été inférieure à celle des autres années en raison de l'activité des prédateurs ; il restait encore quelques nymphes le 12 juin. La population de *D. plantaginea* a augmenté fortement dans le courant de mai ; les colonies anciennes ont régressé au début de juin par suite de l'action des facteurs biotiques, mais il s'est créé, durant tout le mois de juin, de nouvelles colonies sur des feuilles qui n'avaient pas été infestées ; finalement, la proportion de feuilles crispées a été très importante.

A. pomi. — La population s'est développée dans la seconde quinzaine de mai ; cette infestation tardive a occasionné une crispation et le durcissement des feuilles et il y a eu, à la mi-juin, des infestations de jeunes feuilles par les larves et les adultes aptères.

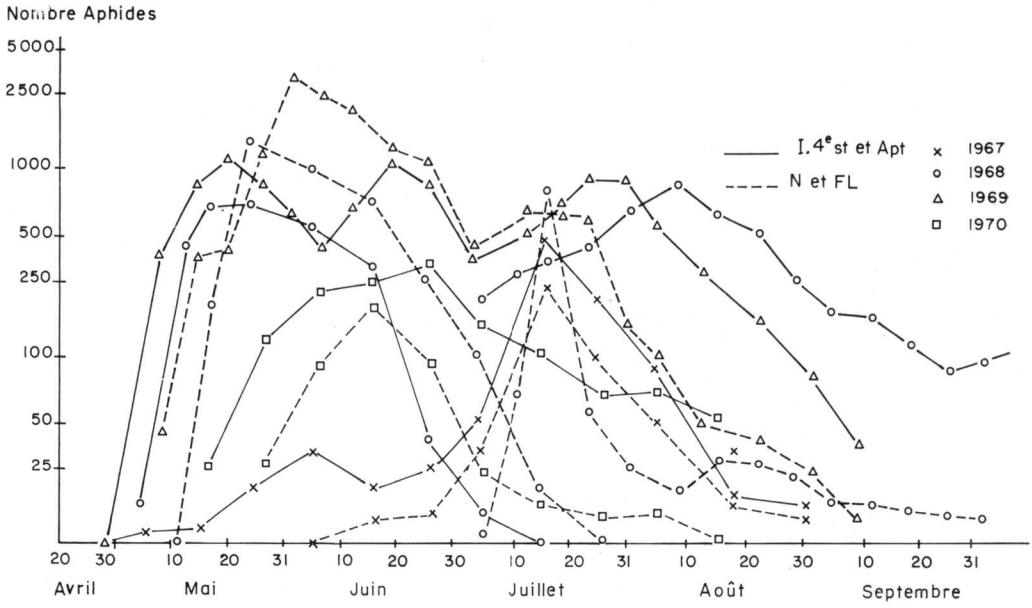

FIG. 4. — *Nombre de* f. apterae *d'*A. pomi *à l'état de larves au 4e stade ou adultes* (en trait plein), *de* f. alatae *ou de virginopares ailées à l'état de nymphes au 4e stade ou adultes* (en pointillé), *relevés en 1967, 1968, 1969 et 1970 sur 100 rameaux.*

Les foyers de fondatrices de *D. plantaginea* et d'*A. pomi* ont été assez localisés, ce qui a permis de suivre l'infestation progressive du verger ; du 10 mai au 16 juin, les vents dominants ont été orientés O.-N.-E. et l'infestation résultant du transfert des larves par le vent s'est faite rapidement ; elle a progressé en moyenne de 8 m entre le 12 mai et le 15 mai, de 10 m du 28 mai au 15 juin, de 4-5 m du 15 au 29 juin.

E. lanigerum. — Les adultes ont été rares jusqu'au 20 mai ; de nombreuses petites colonies sont apparues au cours de la 3e décade de mai ; dès le début de juin, les colonies ont régressé sous l'action des larves de Coccinelles et de Syrphes ; l'*Aphelinus* a été très peu actif.

Prédateurs et parasites. — Les Anthocorides ont été assez nombreux dans les colonies d'*A. pomi* et de Puceron lanigère ; quelques larves de Planipennes ont également

été observées au sein des colonies de ces deux pucerons ; les larves de Syrphes ont été très actives en juin sur les colonies de *D. plantaginea* et d'*A. pomi*.

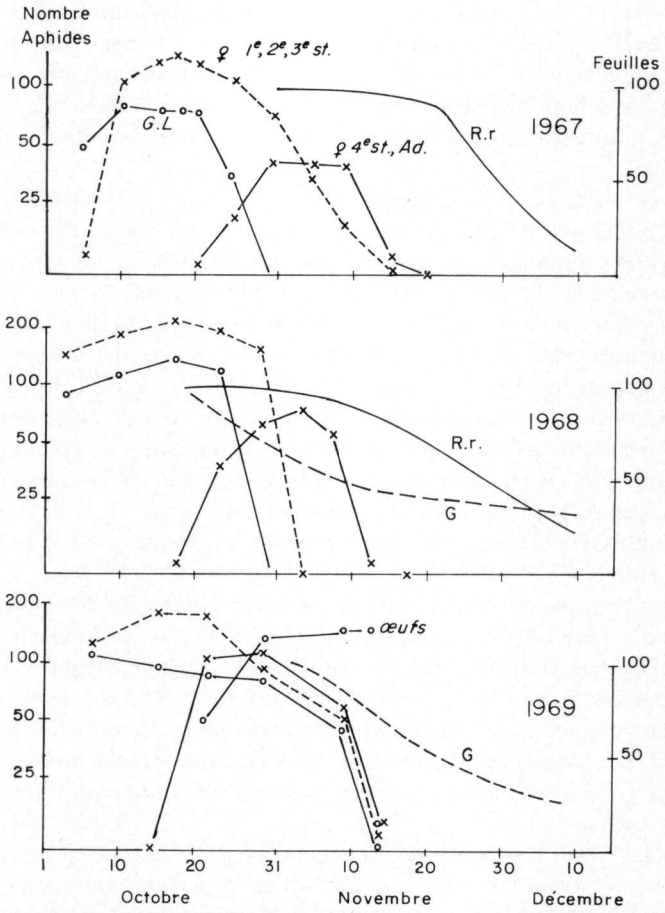

FIG. 5. — *Nombre de gynopares ailées, de femelles sexuées aux 1er, 2e et 3e stades, au 4e stade ou adultes, d'œufs d'hiver de* R. insertum, D. plantaginea *et* A. pomi, *observés à l'automne des années 1967, 1968 et 1969 sur 100 feuilles de Pommier ; pourcentage de feuilles* (var. Reine des Reinettes (R. r.) et Golden delicious (G.)) *subsistant sur l'arbre.*

C. — FACTEURS DES PULLULATIONS APHIDIENNES ET PRÉVISION DES TRAITEMENTS APHICIDES

La protection des plantes cultivées contre les Aphides est à envisager d'une façon différente suivant qu'il s'agit d'espèces monœciques, d'espèces capables ou non d'effectuer de grands déplacements ; à ce dernier titre, il existe une certaine confusion en ce qui concerne la terminologie.

C. G. JOHNSON (1969) distingue 3 classes : la classe I groupe les insectes dont

l'existence est brève, qui abandonnent le lieu où ils sont nés, se dispersent, pondent et meurent sans revenir à leur point de départ. La classe I B renferme les espèces d'Aphides « non migratrices » telles que *Myzus circumflexus* BUCKT., qui produit rarement des ailés, ou *Brevicoryne brassicae* L. qui peut présenter plusieurs générations d'ailés dans l'année. La classe I C comprend les espèces « migratrices » d'Aphides qui sont adaptées aux changements climatiques saisonniers en effectuant une partie de leur cycle sur une plante-hôte primaire, généralement un arbre ou un arbrisseau, et l'autre partie sur une plante-hôte secondaire qui est le plus souvent une plante annuelle (espèce dioïque).

B. JOHNSON (1957, 1959) a signalé que plusieurs espèces d'Aphides présentent une autolyse des muscles alaires qui survient généralement 2 à 3 jours après la fin du vol et parfois seulement 9 jours après celui-ci. Il est des Aphides qui ne peuvent s'alimenter sur une nouvelle plante-hôte avant d'avoir effectué un vol ; le développement des embryons ne s'achève qu'après le vol, l'acceptation de la plante-hôte et l'autolyse des muscles. Cependant, on a observé d'importantes différences de comportement entre les individus d'une même espèce : c'est ainsi que les exules ailés d'*Aphis fabae* SCOP. peuvent être répartis en 3 catégories : ceux qui volent avant de pondre, ceux qui déposent quelques larves avant de prendre leur envol, ceux qui ne volent pas et déposent toutes leurs larves sur la plante où ils ont effectué leur croissance ; dans ce dernier cas, l'autolyse se produit prématurément (SHAW, 1970).

Les possibilités de vol des *fundatrigeniae* de *Myzus persicae* SULZ. sont plus grandes que celles des émigrés.

Il semblerait logique que l'autolyse se manifestât plus rapidement chez les espèces qui volent peu que chez celles qui sont susceptibles d'effectuer de longs déplacements ; en fait, c'est plutôt le contraire qui est observé. On n'a pas constaté d'autolyse, et les Aphides semblent conserver la possibilité de vol jusqu'à la fin de la reproduction chez des espèces monœciques qui se déplacent très peu ; *Periphyllus acericola* WLK. (*Chaitophoridae*), *Drepanosiphum platanoïdes* SCHRK., *Euceraphis punctipennis* ZETT., *Phyllaphis fagi* L., *Eucallipterus tiliae* L., *Tuberculoïdes annulatus* HTG. (*Callaphididae*) (HAINE, 1955 *a*, *b*).

En revanche, l'autolyse a été signalée aussi bien chez des espèces monœciques que dioïciques : *A. fabae*, *Myzus persicae* SULZ., *Macrosiphum euphorbiae* THOS., *Megoura viciae* BCKT., *Brevicoryne brassicae* L., *Acyrthosiphum pisum* HARRIS, *Dysaphis plantaginea* PASS., *Tuberolachnus salignus* GMEL., *Cinaropsis pinicola* KALT., *Macrosiphoniella sanborni* (B. JOHNSON, 1953, 1957, 1959), *Aulacorthum solani* KALT., *Cavariella aegopodii* SCOP., *Hyalopterus pruni* GEOFF., *Rhopalosiphoninus staphylae* KOCH., *R. latysiphon* DAVIDS. (COCKBAIN, 1963).

Quelques espèces effectuent régulièrement des déplacements très importants ; dans le désert du Colorado (DICKSON, 1959), on a pu préciser, grâce à la mise en place de pièges, que des milliers de pucerons franchissent des distances de 90 à 170 km et parfois beaucoup plus : il s'agit d'espèces « migratrices » (*M. persicae*, *Rhopalosiphum padi* L., et surtout d'espèces « non migratrices » (*Therioaphis maculata* BCKT., *T. richmi* BÖRN, *Toxoptera graminum* ROND.).

Ces faits démontrent que la classification des Aphides en espèces « migratrices » et « non migratrices » ne se justifie pas, une forte proportion de ces dernières étant capables d'effectuer des déplacements bien supérieurs à ceux des espèces « migratrices ».

D'après WILLIAMS (1957), les « *migrations* » se caractérisent par des vols massifs

dans une direction précise, les migrants paraissant capables de voler activement et de maintenir leur orientation sur des distances relativement considérables ; les « *dispersions* » désignent des déplacements passifs et accidentels tels que ceux des insectes entraînés par le vent. Il était généralement admis que l'envol des jeunes ailés était actif mais que leurs déplacements étaient par la suite essentiellement passifs ; des travaux récents montrent que les émigrés ailés volent contre le vent lorsque celui-ci a une vitesse inférieure à 2,5 km (KENNEDY, 1950 ; MULLER et UNGER, 1952 ; HAINE, 1955) ; il en est de même pour l'atterrissage des gynopares de *R. insertum* WLK.et *R. padi* L. (BONNEMAISON, 1970 *a*).

En fait, si l'envol est volontaire, les Aphides peuvent être ultérieurement entraînés par les courants d'air chaud ascendants à une grande hauteur et être ensuite transportés passivement à de grandes distances par les violents courants d'air qui soufflent à haute altitude. La distinction entre les migrations et les dispersions est en conséquence parfois difficile et C. G. JOHNSON (1969) utilise le terme général d'« *exode* » pour désigner les déplacements variés que présentent beaucoup d'insectes.

En ce qui concerne les Aphides, le terme de « migration » semble pouvoir être retenu lorsqu'il s'accompagne de modifications profondes dans les comportements alimentaire et de ponte ; il paraît également utile de faire une distinction entre le vol qu'effectuent les Aphides de la plante-hôte primaire à la plante-hôte secondaire ou le vol de retour. Dans le premier cas, le terme d' « *émigration* » et d'émigrants, adopté par divers auteurs (BODENHEIMER et SWIRSKI, 1957 ; HILLE RIS LAMBERS, 1966), semble se justifier ; pour le vol de retour, on a utilisé le terme de « rémigration » et de « rémigrants » (MARCHAL, 1933 ; BODENHEIMER et SWIRSKI, 1957) ou d' « immigration » (HILLE RIS LAMBERS, 1966).

Le mot immigration ne convient pas puisqu'il s'agit d'animaux indigènes ; celui de « *re-migration* » a été utilisé par URQUHART (1958) pour désigner le retour d'un animal à son point de départ ; tel est le cas du Lépidoptère *Danaus plexippus* L. qui quitte à l'automne le Canada pour aller hiverner en Californie ou en Floride et qui, au printemps suivant, retourne au Canada où il se reproduit.

En raison de son antériorité, le terme de *rémigration* semble pouvoir être retenu pour désigner le vol de retour des Aphides vers la plante-hôte primaire ; l'emploi des mots « émigration » et « rémigration » pour les Aphides permet de désigner par « *migration* » les déplacements à grandes distances orientés dans une direction relativement précise.

La terminologie des déplacements qu'effectuent les virginopares ailées des espèces monœciques (ou « autœciques » d'après BODENHEIMER et SWIRSKI), ou les émigrés ailés (exules ailés, *exules alatae*) des espèces diœciques (ou hétérœciques) est beaucoup plus malaisée ; la plupart des auteurs les désignent sous le nom de migrations ; DAVIDSON (1929) préfère celui de « *dispersion* », BODENHEIMER et SWIRSKI qualifient de « *vagrantes* » les ailés des espèces diœciques qui vont d'une plante-hôte secondaire à une autre plante-hôte secondaire ou les ailés des espèces monœciques.

Les vols actifs qu'effectuent les virginopares ailés ou les émigrés ailés semblent être le plus souvent moins importants que ceux des *fundatrigeniae alatae*, des sexupares ou des gynopares ailées de la même espèce : ils précèdent, en règle générale, le déclenchement de la ponte, mais ils n'occasionnent pas un changement marqué de l'habitat ou de l'alimentation : de tels vols peuvent donc être qualifiés de « *dispersion* », ou mieux, en se référant à la définition précise des deux

substantifs de celui de *dissémination*, puisqu'ils assurent un éparpillement des individus.

En ce qui concerne les Aphides du Pommier, les *f. alatae* ou « émigrants », les gynopares et les mâles (rémigrants) de *R. insertum* et de *D. plantaginea* semblent avoir une grande capacité de vol, au moins pour la majorité des individus ; en revanche, les émigrants, les virginopares ailées d'*A. pomi* et d'*E. lanigerum* se disséminent dans une aire relativement réduite et l'infestation des Pommiers se fait principalement de proche en proche, en se superposant à la dissémination des jeunes larves aptères par le vent.

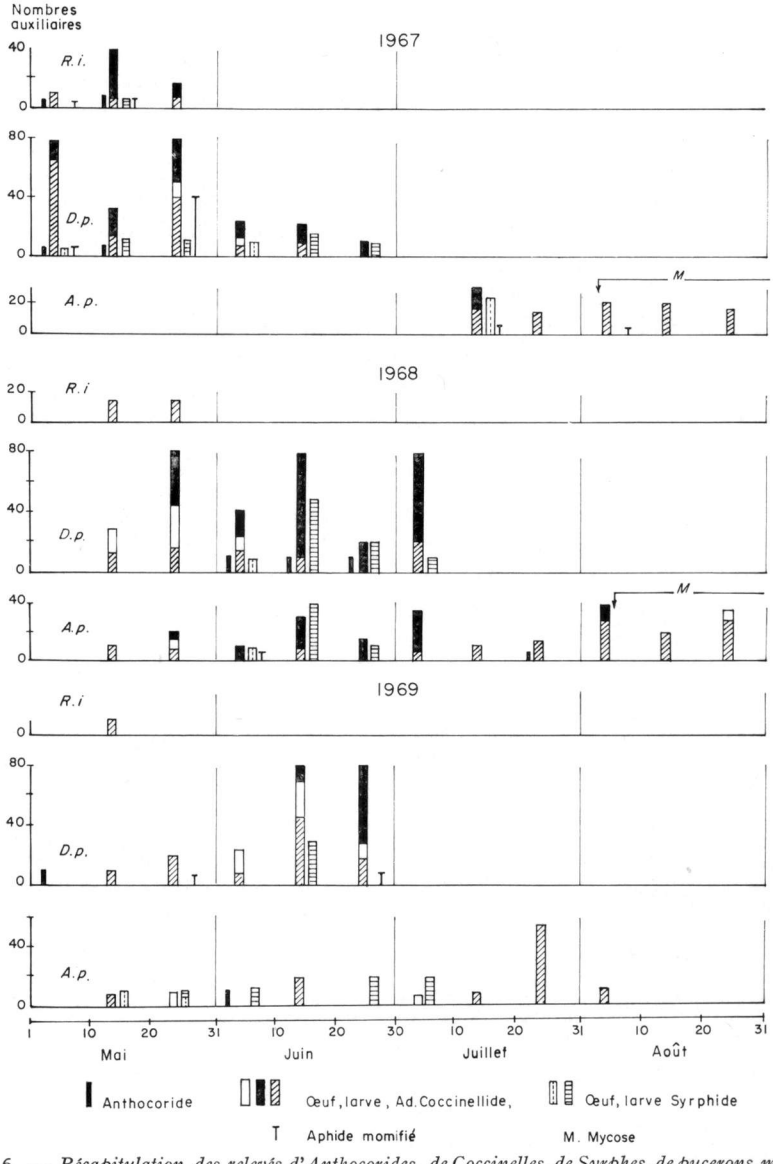

FIG. 6. — *Récapitulation des relevés d'Anthocorides, de Coccinelles, de Syrphes, de pucerons momifiés et de mycoses sur les diverses espèces de pucerons du Pommier en 1967, 1968 et 1969 (R. i. : Rhopalosiphum insertum, D. p. : Dysaphis plantaginea, A. p. : Aphis pomi)*

1. — *Influence des facteurs abiotiques*

Les fortes précipitations entraînent une mortalité très élevée des pucerons ailés, parfois voisine de 100 p. 100. Si ces précipitations se manifestent pendant la pleine période d'émigration, de dissémination ou de rémigration, il peut en résulter une chute brutale de la population aphidienne ; la diminution de cette dernière sera un peu moins importante si les précipitations ont lieu quelques jours avant ou après la période principale de vol.

Les vols de gynopares de *R. insertum*, *D. plantaginea* et *A. pomi* présentent généralement un maximum entre le 1er et le 25 octobre (fig. 8) et les vols des mâles ont lieu 15 à 20 jours plus tard, soit de la mi-octobre au 10 novembre ; durant cette dernière période, les précipitations sont plus fréquentes et le vent plus violent (moyenne des précipitations à Versailles pour une période de 25 ans : 1er au 20 octobre : 26,8 mm, 20 octobre au 10 novembre : 45,6 mm) ; la mortalité ou l'incapacité à parvenir sur les plantes-hôtes primaires est en conséquence beaucoup plus élevée pour les mâles que pour les gynopares ; cela explique la proportion parfois élevée d'œufs stériles observée dans les conditions naturelles.

Durant la période hivernale, les pluies et le gel entraînent la chute d'une partie des œufs insuffisamment encastrés dans les fissures des écorces, d'où l'intérêt des traitements hivernaux qui diminuent fortement les possibilités d'abri pour les œufs d'hiver de pucerons, de Cheimatobie et d'Acariens.

Au cours de l'été, les températures élevées diminuent la fécondité et peuvent même provoquer une mortalité importante ; cela a été observé pour *A. fabae* ou *M. persicae* sur la Betterave et la Pomme de terre (BONNEMAISON, 1971), mais cela se produit aussi pour *A. mali* et *E. lanigerum*.

2. — *Action des facteurs biotiques*

En même temps que les numérations des pucerons, on a noté les divers prédateurs ou parasites se trouvant sur les rameaux marqués ; ces observations ont été complétées par l'examen de rameaux se trouvant sur d'autres arbres du verger ; les figures 1 et 6 indiquent les nombres de larves ou d'adultes d'Anthocorides, d'adultes d'œufs et de larves de Coccinelles, d'œufs et de larves de Syrphes, de pucerons momifiés, relevés pour les divers morphes des quatre espèces d'Aphides en 1967, 1968, 1969 et 1970 ; on a également constaté la présence d'œufs et de larves de Planipennes depuis le mois de mai jusqu'au mois de septembre.

Les principales espèces de prédateurs et de parasites observées au cours de ces quatre années sont les suivantes :

— *Acariens* : *Allothrombidium fuliginosum* HERM.
— *Hétéroptères* : *Anthocoris nemorum* L., *A. confusus* REUT., *Capsys capillaris F.* (sur *E. lanigerum*).
— *Coléoptères* : Les Coccinelles ont été les agents biotiques les plus actifs. *Adalia bipunctata* L. et *Exochomus quadripustulatus* L. sont particulièrement intéressants en raison de leur apparition précoce ; *Coccinella septempunctata* L. est l'espèce la plus fréquente à la fin du printemps et en été. Les espèces suivantes ont été assez communes : *Adonia variegata* GOEZE, *Calvia quatuordecimguttuta* L.,

Chilocorus bipustulatus L., *Coccinella decempunctata* L., *Harmonia conglobata* L., *Platynaspis luteorubra* GOEZE, *Propulaea quatuordecimpunctata* L., *Scymnus* (*Pullus*) *subvillosus* GOEZE.

— *Planipennes : Chrysopa carnea* STEPH. (*vulgaris* SCHN.), *C. septempunctata* WESM., *C. perla* L., *Hemerobius humulinus* L.

— *Diptères :* Cécidomyies : *Cecidomya sp.*

Syrphides : *Epistrophe balteata* DEG., *Syrphus corollae* F., *S. vitripennis* MEIG., *S. ribesii* L., *S. luniger* MEIG., *Sphaerophoria flavicauda* ZETT., *S. scripta* L., *Lasiophticus pyrastri* L., *L. seleneticus* MEIG., *Platychirus peltatus* MEIG.

— *Hyménoptères : E. lanigerum : Aphelinus mali* HALD.

R. insertum : Monoctonus cerasi MARSHALL a parfois une action limitante assez importante sur les fondatrices et leurs descendants ainsi que sur les femelles ovipares.

D. plantaginea : Ephedrus plagiator NEES, *E. persicae* FROGGATT, *Aphidius picipes* NEES, *A. matricariae* HAL., *Lipolexis gracilis* FOERSTER.

A. pomi : Binodoxys (*Tryoxys*) *angelicae* HAL., *E. persicae* FROGGATT.

— *Entomophthorales : Entomophthora planchoniana* CORNU sur *R. insertum, D. plantaginea* et *A. pomi, E. thaxtheriana* PETCH. et *E. aphidius* HOFFMANN.

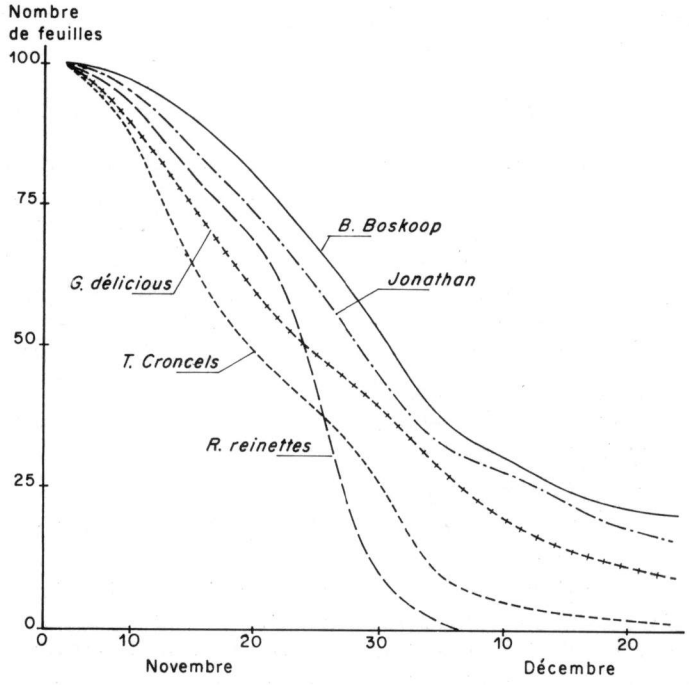

FIG. 7. — *Chute des feuilles des variétés Reine des Reinettes, Transparente de Croncels, Golden delicious, Jonathan et Belle de Boskoop à l'automne 1969*

Ainsi que le montrent les figures 1 et 6, les Coccinelles sont les espèces les plus fréquentes tant au printemps qu'au cours de l'été ; l'activité des larves de Syrphes est maximum en mai et surtout en juin. Les Anthocorides et les Mirides présentent également un grand intérêt en raison de leur activité précoce, dès mars ou avril, qui se poursuit jusqu'à la fin d'octobre.

3. — *Influence des particularités phénologiques des variétés de pommier*

Le débourrement et la floraison du Pommier diffèrent assez fortement suivant les variétés ; d'après la plus ou moins grande précocité de la floraison, les variétés de Pommes à couteau sont classées en variétés de 1re, 2e et 3e floraison, et les Pommes à cidre en variétés de 1re, 2e, 3e et 4e floraison (BONNEMAISON, 1948).

Les éclosions des œufs d'hiver de *R. insertum*, *D. plantaginea* et *A. pomi* étant relativement précoces, les jeunes fondatrices peuvent être dans l'impossibilité de

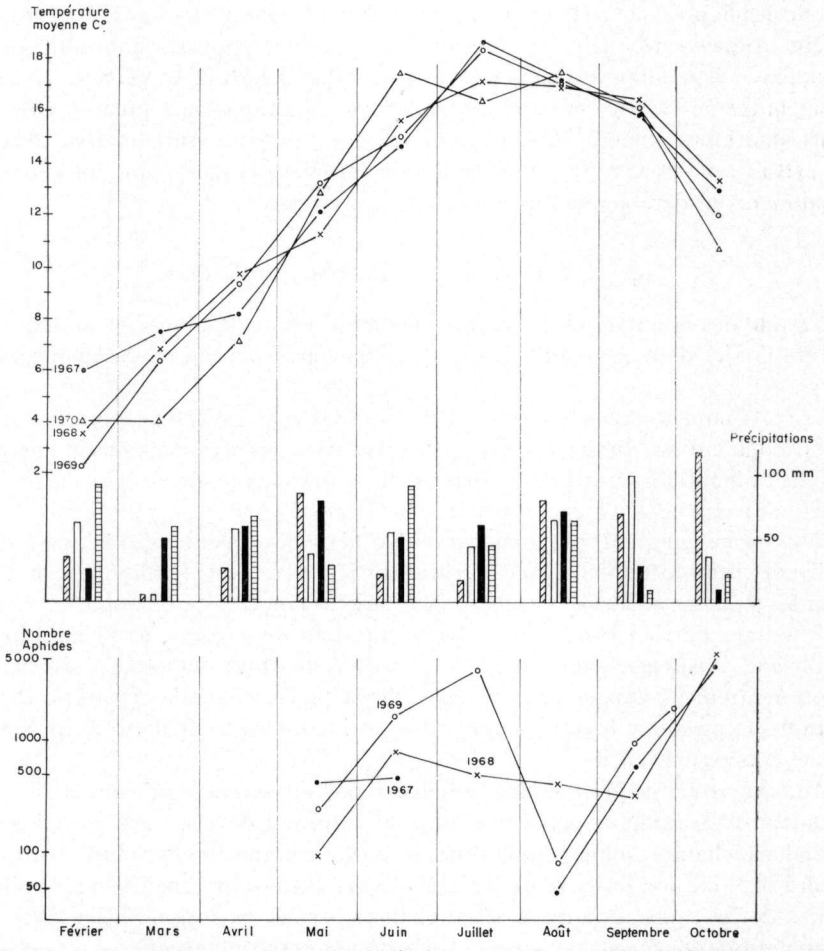

FIG. 8. — *Températures moyennes et précipitations mensuelles en 1967, 1968, 1969 et 1970*
En bas : captures mensuelles moyennes dans les bacs de Moericke et les pièges lumineux

s'alimenter sur les variétés de fin de 2e floraison ou de 3e floraison ; il en résulte que les fondatrices ainsi que *Psylla mali* SCHMID. sont très rares sur ces variétés tardives (BONNEMAISON, 1959) bien que les œufs d'hiver soient très nombreux. En Grande-Bretagne, BRIGGS et ALSTON (1967) ont constaté que les variétés à débourrement tardif n'étaient pratiquement pas infestées par *R. insertum, D. plantaginea, P. mali* et *Hyponomeuta malinellus* ZELL.

Des températures basses en janvier et février entraînent un retard de l'éclosion des bourgeons ; une température élevée au début de mars provoque un fort pourcentage d'éclosion des œufs d'hiver des pucerons et la mortalité, par inanition, des jeunes fondatrices peut être importante sur des variétés normalement infestées.

Les femelles sexuées n'abandonnent les feuilles pour se porter sur les rameaux qu'au 4e stade ou après la dernière mue. Les femelles sexuées les plus précoces parviennent au dernier stade avant le début de la défeuillaison, mais les femelles tardives sont encore sur les feuilles au moment où celles-ci commencent à tomber, et une importante proportion d'entre elles seront incapables de se porter sur l'arbre. Ainsi que le montrent les figures 5 et 7, la chute des feuilles varie suivant les variétés et les conditions climatiques automnales, il en résulte que, pour une population initiale identique de gynopares, le nombre des œufs d'hiver peut différer fortement suivant les variétés et, pour la même variété, suivant les conditions climatiques automnales. Des observations identiques ont été faites avec *Myzus persicae* SULZ. sur diverses variétés de Pêcher (BONNEMAISON, 1971). Une défoliation anticipée par voie chimique permettrait de diminuer considérablement la densité des œufs d'hiver.

4. — *Prévision des traitements aphicides*

L'étude des populations d'Arthropodes nuisibles au Pommier et de leurs ennemis a été l'objet de nombreux travaux, principalement en Suisse, en Allemagne et en France.

La « prognose hivernale » (VOGEL et BACHMANN, 1956 ; WILDBOLZ et STAUB, 1965) consiste à dénombrer, durant le repos de la végétation, les ravageurs sur un échantillon de 2 m de branche, l'échantillon se composant de 10 rameaux de 2 à 3 ans prélevés sur 5 arbres, et longs de 20 cm.

Nous avons vu que la proportion d'œufs d'hiver des pucerons qui éclosent au printemps peut varier fortement d'une année à l'autre ; les œufs d'*A. pomi* ne sont déposés que sur les jeunes rameaux de quelques rares sujets et en très grand nombre ; en outre, dans le Bassin Parisien comme dans beaucoup d'autres régions, les œufs d'hiver de *R. insertum* constituent souvent 90 à 98 p. 100 du total des œufs d'hiver et cette espèce est rarement dangereuse en raison de la précocité de l'émigration. Dans ces conditions, la prognose hivernale peut souvent inciter l'arboriculteur à appliquer un traitement hivernal inutile.

MILAIRE (1967) a proposé une « prévision post-hivernale » qui consiste à récolter au moment de la taille un échantillonnage de rameaux de 2 à 3 ans et à les placer dans un local chauffé ; à une température de 20°C, la floraison se produit 10 à 15 jours plus tard et l'éclosion ou la reprise d'activité des formes hivernales sont accélérées ; l'examen de ces rameaux à intervalles réguliers permet une appréciation plus exacte des populations des divers ravageurs que la prognose pro-hivernale ; il est cependant impossible de différencier les diverses espèces de pucerons ; si la taille est réalisée trop

tardivement, les résultats des dénombrements ne seront connus qu'après la date limite de l'application des traitements hivernaux.

Quatre méthodes ont été essayées comparativement pour les dénombrements des Arthropodes nuisibles ou utiles en cours de végétation.

1° *Le contrôle par frappage* (STEINER, 1962) : à l'aide d'une tige de bambou recouverte de caoutchouc à l'une des extrémités, on frappe les branches au-dessus d'un entonnoir rectangulaire en tissu synthétique.

2° *Le piégeage par aspiration* (MATHYS, 1965) : un aspirateur placé dans la couronne de l'arbre fonctionne d'une façon ininterrompue.

3° *Le piégeage nocturne* à l'aide d'une lampe à vapeur de mercure (type « Changins ») (BAGGIOLINI et STAHL, 1964) permettant la capture des insectes crépusculaires ou nocturnes.

4° *Le contrôle visuel* (BAGGIOLINI, 1965) consiste à relever tous les 8-10 jours les populations actives des ravageurs, le dénombrement débutant au départ de la croissance des bourgeons (stade C) et se terminant en juillet ; l'examen porte sur un minimum de 200 organes (bourgeons, inflorescences, feuilles jeunes, pousses ou fruits) selon le stade végétatif et les emplacements spécifiques des ravageurs répartis sur 10 arbres au moins par ha ; les relevés sont rapportés à 100 rameaux, et leur comparaison avec le seuil de tolérance admis pour chaque espèce de ravageur permet de décider de l'opportunité d'un traitement phytosanitaire.

Pour les Aphides, BAGGIOLINI *et al.* (1967) recommandent : avant la floraison, le contrôle visuel, et après la floraison, le contrôle par frappage.

MARTOURET (1970) a essayé comparativement trois des méthodes au voisinage de Versailles ; il conclut que la prévision post-hivernale est d'une réalisation plus aisée que la prognose hivernale et que le contrôle visuel permet de suivre les variations des niveaux de population de la plupart des ravageurs du Pommier, à l'exception du Carpocapse.

La nuisance des pucerons peut différer fortement suivant les espèces et les conditions climatiques des mois d'avril et de mai : le Puceron lanigère se multiplie au printemps d'une façon très irrégulière ; *D. plantaginea* peut pulluler à partir d'une très faible population initiale de fondatrices, et l'inverse a lieu fréquemment ; quant à *A. pomi*, dont les œufs d'hiver sont déposés de préférence sur les jeunes sujets, la proximité des pépinières peut conduire à une contamination importante et précoce des vergers du voisinage ; dans le cas contraire, l'infestation est plus tardive (fin juillet) et moins préjudiciable, mais elle nécessite parfois un traitement qui peut être combiné avec celui dirigé contre *Panonychus ulmi*, la Tavelure et l'Oïdium.

Le verger sur lequel ont été faites les observations mentionnées dans ce travail présentait toutes les conditions devant assurer une très faible pullulation aphidienne : végétation languissante, inapplication de tout traitement fongicide ou insecticide, voisinage de plantes à floraison échelonnée (BONNEMAISON, 1970), en vue d'assurer l'alimentation des Coccinelles, Syrphes et Hyménoptères adultes, de cultures de Luzerne, Betterave, Pomme de terre, Colza d'hiver et Chou ne recevant pas de traitements insecticides. En dépit de ces conditions de milieu, les pucerons ont toujours été suffisamment nombreux pour justifier l'application de traitements insecticides durant les quatre années d'observation.

On peut donc conclure de ce qui précède qu'un traitement aphicide doit presque

toujours être appliqué chaque année sur les pommiers dans la région parisienne ; l'opportunité du traitement sera établie non pas d'après la numération des œufs d'hiver, mais d'après celle des fondatrices au moment où les plus précoces sont au 4e stade. A cette date, il est assez facile de différencier les fondatrices de *R. insertum* de celles de *D. plantaginea* et éventuellement d'*A. pomi*.

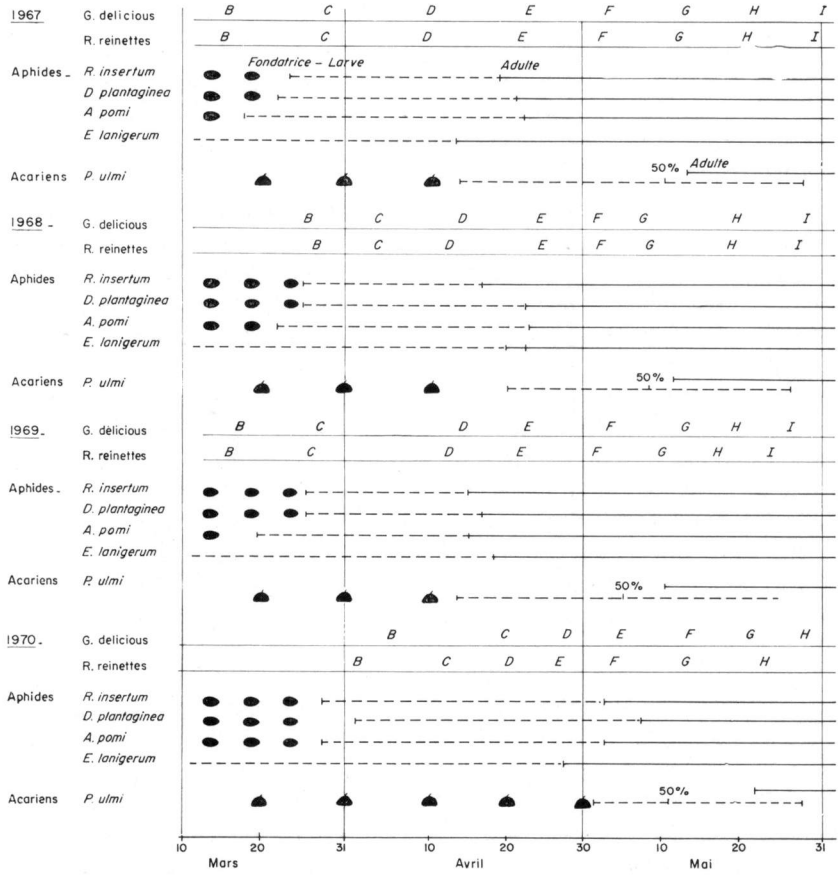

FIG. 9. — *Stades phénologiques des variétés Golden delicious et Reine des Reinettes en 1967, 1968, 1969 et 1970 ; éclosion des œufs d'hiver de* R. insertum, D. plantaginea *et* A. pomi*; développement larvaire des fondatrices de ces espèces et apparition des fondatrices adultes ; croissance larvaire des virginopares aptères hivernantes de* E. lanigerum. *Dates d'éclosion de 50 p. 100 des œufs d'hiver de* P. ulmi *et d'apparition des adultes.*

D. — CONCLUSIONS

On peut conclure de ce qui précède que les prognoses hivernales ou post-hivernales fournissent des données d'un certain intérêt pratique pour les Acariens, les Psylles et divers Lépidoptères (Cheimatobie, Hyponomeute, Tordeuses) ; elles ne conviennent pas pour la prévision des pullulations aphidiennes.

STEINER et BAGGIOLINI (1969) mentionnent comme seuils de tolérance économiques déterminés par le contrôle visuel de 100 bouquets floraux jusqu'au début de la floraison, la présence de :

— 50 colonies de *R. insertum*.
— 10-15 colonies d'*A. pomi*.
— 1-3 bouquets floraux attaqués pour *D. plantaginea*.
— 3-5 feuilles rouges pour les *Dysaphis* autres que *D. plantaginea*.

R. insertum n'a pas un intérêt économique suffisant pour justifier un traitement ; sa présence peut même être avantageuse car sa pullulation en début de saison assure l'alimentation et le maintien sur les pommiers des aphidiphages les plus précoces qui pourront détruire les *Dysaphis* dont la croissance et la multiplication sont plus lentes.

Les pontes d'*A. pomi* sont très irrégulièrement réparties dans un verger, même homogène ; ce sont essentiellement les pousses de un ou deux ans qui peuvent recevoir des pontes très denses ; cette espèce est donc plus spécialement dangereuse sur les sujets jeunes, dans les vergers présentant des arbres d'âge très inégal ou encore dans les vergers situés au voisinage des pépinières ; la taille permet d'éliminer une proportion importante de ces pontes. Pour les vergers en pleine production, l'infestation se produit surtout par les virginopares ailées en mai et juin.

D. plantaginea est préjudiciable non seulement aux feuilles, mais aussi aux fruits. MARTOURET (1970) signale qu'en appliquant un traitement aphicide au moment où 2,5 à 3 p. 100 des bouquets étaient infestés, on a relevé 3,5 p. 100 de fruits dépréciés par cette espèce. Il semble qu'il soit préférable de retenir comme seuil de tolérance, 1 bouquet floral attaqué sur 100 lorsque les fondatrices les plus précoces de *D. plantaginea* sont parvenues au stade adulte.

Reçu pour publication en juin 1971.

SUMMARY

APHIDS AND INSECTICIDE TREATMENTS OF THE APPLE-TREE.
I. — FACTORS OF RAPID APHIDIAN MULTIPLICATION ON THE APPLE-TREE

A count was taken of aphidian populations and their enemies over four consecutive years in an apple orchard which had never received any insecticide or fungicide treatment. Although ecological conditions were particularly favourable to multiplication of predators and parasites, it was established that green-fly populations were large each year : *Dysaphis plantaginea* in spring *Aphis pomi* in summer, *Eriosoma lanigerum* in spring and autumn (on sensitive varieties). The possibilities of different methods of prevision of aphicide treatments are discussed.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAGGIOLINI M., 1965. Méthodes de contrôle visuel des infestations d'Arthropodes ravageurs du Pommier. *Entomophaga*, **10**, 221-229.

BAGGIOLINI M., MATHYS G., STAHL J., NEURY G., 1967. Étude comparative de quatre méthodes d'estimation des populations d'Arthropodes ravageurs vivant sur le Pommier et suggestions pour leur utilisation pratique. *Entomophaga*, Mémoire H. S., nº 3, 33-49.

BAGGIOLINI M., STAHL J., 1964. Description d'un modèle de piège lumineux pour la capture d'insectes. *Bull. Soc. Ent.*, Suisse, **37**, 181-190.

BAGGIOLINI M., WILDBOLZ T., 1965. Comparaison de différentes méthodes de recensement des populations d'Arthropodes vivant aux dépens du Pommier. *Entomophaga*, **10**, 247-264.

BODENHEIMER F., SWIRSKI E., 1957. The Aphidoidea of the Middle East. 1 vol., 378 p.

BONNEMAISON L., 1947. Remarques sur l'utilisation des composés organiques de synthèse. *Agriculture*, 187-189.

BONNEMAISON L., 1948. L'Anthonome du Pommier. *Bull. Techn. Inform.*, **25**, 31-41.

BONNEMAISON L., 1950. La lutte contre les pucerons. *Bull. Techn. Inform.*, **49**, 229-234.

BONNEMAISON L., 1951. Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les *Aphidinae*. *Ann. I. N. R. A.*, série *Épiphyties*, **2**, 1-380.

BONNEMAISON L., 1959. Le Puceron cendré du Pommier (*Dysaphis plantaginea* PASS.), Morphologie et biologie, Méthodes de lutte. *Ann. I. N. R. A.*, série *Épiphyties*, **10**, 257-329.

BONNEMAISON L., 1961-1962. *Les animaux ennemis des plantes cultivées et des forêts*. 3 vol., Sepaic Éd., Paris.

BONNEMAISON L., 1965 *a*. Observations écologiques sur l'*Aphelinus mali* HAL., parasite du Puceron lanigère (*Eriosoma lanigerum* HAUSM.). *Ann. Soc. Entomol. Fr.* N. S., **1**, 143-176.

BONNEMAISON L., 1965 *b*. Integrated control of several aphids. *Ecology of Aphidophagous Insects*, Prague, 329-330.

BONNEMAISON L., 1970 *a*. Essais comparatifs de pièges colorés et lumineux. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **2**, 391-422.

BONNEMAISON L., 1970 *b*. La protection des plantes cultivées contre les Insectes et les Acariens. *Phytoma*, n° 220, 19-37.

BONNEMAISON L., 1971. Observations sur les fluctuations des populations aphidiennes du Chou, de la Betterave et de la Pomme de terre. *Ann. Soc. Ent. Fr.* N. S. **7**, 505-551

BRIGGS J. B., ALSTON F. H., 1967. Pest avoidance by late flowering apple varieties. *Ann. Rep. East Malling Res. Station for 1966*, 170-171.

DAVIDSON J., 1929. On the occurrence of the parthenogenetic and sexual forms in *Aphis rumicis* L. with special reference to the influence of environmental factors. *Ann. appl. Biol.*, **16**, 104-134.

DICKSON R. C., 1959. Aphid dispersal over southern California deserts. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **52**, 368-372.

EVENHUIS H. H., 1964. The interrelations between apple aphids and their parasites and hyperparasites. *Entomophaga*, **9**, 227-231.

EVENHUIS H. H., 1968. The natural control of apple-grass aphid, *Rhopalosiphum insertum*, with remarks on the control of apple aphids in the Netherlands in general. *Neth. J. Pl. Path.*, **74**, 106-117.

EVENHUIS H. H., DE JONG D. J., 1961. Oecologische waarnemingen over bladluizen van appel in 1960. *Meded. Dir. Tuinb.*, **24**, 285-290.

FLECKINGER J., 1948. Les stades végétatifs des arbres fruitiers en rapport avec les traitements. *Congrès pomologique France, 78e session*, Angers, 81-83.

HAINE E., 1955 *a*. The flight activity of the Sycomore Aphid *Drepanosiphum platanoïdes* SCHR. *J. anim. Ecol.*, **24**, 388-394.

HAINE E., 1955 *b*. Beobachtunger über das flugstartverhalten und die Dauer der Flugfähigkeit der männchen von *Periphyllus aceris acericola* WLK. *Anz. Schädlingsk.*, **28**, 67-70.

HILLE RIS LAMBERS D., 1966. Polymorphism in *Aphididae*. *Ann. Rev. Entomol.*, **11**, 47-78.

JOHNSON B., 1953. Flight muscle autolysis and reproduction in aphids. *Nature*, Lond., **173**, 831.

JOHNSON B., 1957-1959. Studies on the degeneration of the flight muscles of alate aphids. I. A comparative study of the occurrence of muscle breakdown in relation to reproduction in several species. II. Histology and control of muscle breakdown. *J. Insect. Physiol.*, **1**, 248-266, **3**, 367-377.

JOHNSON C. G., 1959. *Migration and dispersal of Insects by flight*. 1 vol., 763 p.

KENNEDY J. S., 1950. Aphid migration and the spread of plant viruses. *Nature*, Lond., **165**, 1024.

LEROUX E. J., 1959. Effects of frost, rainfall and estival temperature on populations of the apple, aphid, *Aphis pomi* DE G. (*Homoptera : Aphididae*) on apple in Québec. *Ann. Ent. Soc.*, Québec, 49-52.

MARCHAL P., 1933. Les Aphides de l'Orme et leurs migrations. *Ann. Épiphyties*, **19**, 207-329.

MARTOURET D., 1970. Le verger expérimental de pommiers de la Minière : premières constatations en lutte intégrée. *Bull. Techn. Inform.*, **249**, 289-307.

MATHYS G., 1965. Le piégeage par aspiration. *Entomophaga*, **10**, 245-246.

MATHYS G., BAGGIOLINI M., 1965. Méthodes de recensement d'Insectes ravageurs dans les vergers soumis à des essais de lutte intégrée. *Mitt. Schweiz. Entomol. Gesells.*, **38**, 120-141.

MILAIRE H., 1967. Expérimentation de lutte intégrée dans un verger de Pommiers. *Entomophaga*, Mém. *H. S.*, **3**, 131-132.

MULLER H. J., UNGER K., 1952. Ueber die Einfluss von Licht, Wind, Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf den befallsflug der Aphiden *Doralis fabae* SCOP. und *Myzodes persicae* SULZ. sowie der Psyllide *Trioza nigricornis* FRST. *Züchter*, **22**, 206-226.

SHAW M. J. P., 1970. Effects of population density on alienicolae of *Aphis fabae* SCOP. III. The effect of isolation on the development of form and behaviour of alatae in a laboratory clone. *Ann. appl. Biol.*, **65**, 205-212.

STEINER H., 1962. Methoden zur Untersuchung der Populations Dynamik in Obstanlagen. *Entomophaga*, **7**, 207-214.

STEINER H., BAGGIOLINI M., 1969. *Introduction à la lutte intégrée en vergers de Pommiers*. Adaptation française par Benassy C. et Milaire H. G., 1 vol., 64 p.

THOIZON G., 1970. Spécificité du parasitisme des Aphides par les Entomophthorales. *Ann. Soc. Ent. Fr.* (N. S.), **6**, 517-562.

URQUHART F. A., 1958. A discussion of the use of the word « migration » as it relates to a proposed classification for animal movements. *Contr. R. Ontario Mus. Div. Zool. Paleon.*, nº 50, 11 p.

VOGEL W., BACHMANN F., 1956. Die Astprobenuntersuchung bei einigen haüfigen Schädlingen an Apfelbaümen. *Schweiz. Ztsch. Obstweinbau*, **67**, 182-187.

WILDBOLZ T., STAUB A., 1965. Die Astproben. Untersuchung als Prognose Methode für das Auftreten wichtiger schädlinge im ostbau. *Mitt. Eidg. Veruschanstalt f. Obst-Wein und Gartenbau Flugschrift* nº 57, 15 p.

WILLIAMS C., B. 1957. Insect migration. *Ann. Rev. Ent.*, **2**, 163-179.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (2), 151-168.

APHIDES ET TRAITEMENTS INSECTICIDES DU POMMIER

II. — Traitements insecticides et acaricides

L. BONNEMAISON

Station centrale de Zoologie,
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
78 - Versailles

RÉSUMÉ

La faune du Pommier est remarquablement variée. On peut distinguer les « phytophages permanents » (Carpocapse, pucerons), dont le maintien en deçà du seuil économique nécessite l'application annuelle d'un ou de plusieurs traitements, les « phytophages accidentels », dont le plus courant est l'Araignée rouge, et les « phytophages indifférents ».

Afin de réduire la fréquence d'emploi des pesticides, il est recommandable d'utiliser contre les phytophages permanents, ainsi que contre les affections cryptogamiques, des pesticides polyvalents au moment où les ennemis naturels des phytophages permanents ou accidentels sont relativement rares (sélectivité écologique), et des pesticides peu toxiques pour les auxiliaires (sélectivité physiologique) à la fin du printemps et au cours de l'été.

INTRODUCTION

Dans une note antérieure (Bonnemaison, 1972), nous avons précisé les facteurs des pullulations aphidiennes sur le Pommier dans la région parisienne. Même en l'absence de tout traitement insecticide ou fongicide pendant 9 années consécutives, les ennemis naturels sont très fréquemment incapables d'enrayer d'une façon satisfaisante la pullulation de *Rhopalosiphum insertum* walk. et de *Dysaphis plantaginea* pass. au printemps, d'*Aphis pomi* de geer au printemps ou en été, d'*Eriosoma lanigerum* hausm. au printemps ou en automne.

Il est donc nécessaire d'appliquer un traitement presque tous les ans contre les pucerons dans les vergers de la région parisienne. Ces traitements aphicides ne doivent

pas être envisagés isolément ; ils doivent être inclus dans l'ensemble des traitements acaricides, insecticides ou fongicides, afin de réduire au minimum l'ensemble des pulvérisations.

L'exploitation intensive du Pommier crée des conditions particulières : le choix des variétés à grand rendement, les façons superficielles, la fumure, la taille, l'irrigation, favorisent la multiplication des ravageurs phyllophages ou carpophages : la durée de production des jeunes feuilles est souvent augmentée ; les variétés européennes de Pommier ont été partiellement remplacées par des variétés étrangères dont la physiologie n'est pas toujours parfaitement adaptée aux conditions écologiques de la France. En revanche, ce mode de culture est souvent défavorable aux insectes se développant aux dépens des tissus ligneux.

Il ne s'agit donc pas d'un milieu « naturel » mais d'un biotope particulier : dans le cadre des traitements phytosanitaires, le but à rechercher sera de détruire au maximum les espèces occasionnant des lésions aux fruits (Carpocapse, Capua, Hoplocampe, Puceron cendré du Pommier) et de maintenir au-dessous du « seuil économique » les espèces nuisibles aux feuilles.

A. — PRINCIPALES ESPÈCES D'ARTHROPODES NUISIBLES AU POMMIER

Nous avons distingué (BONNEMAISON, 1962, vol. III) deux catégories parmi les Arthropodes nuisibles aux plantes cultivées :

1° *Les phytophages permanents*, comprenant les espèces existant à l'état endémique dans les cultures et qui sont particulièrement nuisibles, même dans les vergers ne recevant pas de traitement, ce qui prouve que les agents abiotiques ou biotiques sont incapables de maintenir leurs populations à un faible niveau ; il est donc indispensable d'envisager des traitements réguliers. Pour le Pommier, le Carpocapse et, de façon plus irrégulière, les pucerons, appartiennent à cette catégorie.

2° *Les phytophages accidentels*, existant presque toujours dans les cultures mais qui ne présentent un réel intérêt économique que dans des conditions particulières ; leur pullulation résulte le plus souvent de la destruction de leurs ennemis naturels par des traitements pesticides dirigés contre ces ravageurs ou d'autres espèces, ou encore contre des affections cryptogamiques. Dans le cas du Pommier, il s'agit des Acariens, Psylles, Cochenilles et des Lépidoptères (Tordeuses et Mineuses).

On doit ajouter à ces deux catégories les phytophages *indifférents* ne présentant pas d'intérêt économique, mais qui peuvent assurer parfois l'alimentation de quelques prédateurs des phytophages permanents ou accidentels. STEINER (1962) estime que 50 p. 100 des Arthropodes récoltés sur les Pommiers sont des phytophages indifférents.

Pour les phytophages permanents, l'application d'un traitement chimique est la méthode de protection de base (BONNEMAISON, 1970), ce qui ne veut pas dire que le ou les traitements doivent être appliqués de façon immuable. Le problème est tout différent pour les phytophages accidentels : il s'agit dans ce cas de maintenir les populations des diverses espèces à un degré inférieur au seuil de tolérance.

Les principaux phytophages accidentels des Pommiers de l'Ile-de-France et de l'Aisne sont énumérés ci-dessous :

Acariens. — *L'Araignée rouge* (*Panonychus ulmi* KOCH.) est rare dans certains vergers, et très nuisible dans d'autres. En Rhénanie, UNTERSTENHOEFFER (1955) signale que de fortes invasions d'Acariens se produisent à partir des prunelliers pour *P. ulmi* et de l'Aubépine pour *Bryobia praetiosa* MATHYS. De nombreux travaux concernent les facteurs de la pullulation de *P. ulmi*, et les conclusions des auteurs sont parfois contradictoires. La cause principale de la pullulation semble être l'emploi trop fréquent de pesticides inactifs ou insuffisamment efficaces contre *P. ulmi*, mais hautement toxiques pour ses ennemis.

Le Tétranyque tisserand (*Tetranychus urticae* KOCH.), le Tétranyque du Pommier et de l'Aubépine (*T. viennensis* ZACHER) sont exceptionnellement nuisibles, et de façon très localisée.

Les pullulations des Acariens phytophages sont entravées par divers prédateurs. Parmi les *Phytoseidae*, on peut mentionner les Typhlodromes (*Typhlodromus pyri* SCHEUTEN et *T. potentillae* GARMAN) qui hivernent à l'état adulte, reprennent leur activité au départ de la végétation et se nourrissent indifféremment de tissus végétaux ou d'Acariens. Plusieurs espèces d'insectes : les Mirides *Malacoris chlorizans* PZ., *Blepharidopterus angulatus* FALL., *Campylomma verbasci* MD., *Heterocordylus tumidicornis* HS., les Anthocorides *Anthocoris nemorum* L. et *Orius minutus* L. les Chrysopes et la Coccinelle *Stethorus* (*Scymnus*) *punctillum* WSE, sont des ennemis actifs des Acariens phytophages. DOSSE(1962) signale, qu'aux environs de Stuttgart, 38 espèces d'insectes et d'Acariens détruisent les Typhlodromes ; *A. nemorum*, *Chrysopa vulgaris* et surtout *O. minutus* préfèrent les Typhlodromes aux Acariens phytophages et aux Aphides.

Les traitements hivernaux avec le DNOC ou les huiles jaunes détruisent une importante proportion de prédateurs d'Acariens (MASSEE, 1953 ; SPEYER, 1937).

Divers auteurs signalent que le parathion est très actif contre les ennemis des Acariens (WIESMANN *et al.*, 1951 ; MATHYS, 1953 ; STEINER, 1955 ; GUNTHART, 1956).

En Grande-Bretagne, d'après DICKER (1967), *A. nemorum* apparaît dès la mi-mars, *Typhlodromus sp.* et *Psallus ambigus*, au début d'avril, *Atractomus mali* et *Orthotylus marginalis* dans les premiers jours de mai, *Phytocoris sp.* et *B. angulatus* FALL. entre la mi-mai et la fin de ce mois, alors que les éclosions des œufs d'hiver de *P. ulmi* se produisent dans les premiers jours de mai ; tous ces prédateurs ne s'alimentent pas exclusivement d'Acariens phytophages : *A. nemorum* consomme du pollen, *P. ambigus* et *B. angulatus*, divers Homoptères.

Le DDT et le carbaryl favorisent fortement la multiplication des Acariens ; l'emploi du parathion, de l'azinphos, du diméthoaste, du formothion, du thiométon, est à éviter (BAGGIOLINI et GUIGNARD, 1969).

LESKI (1966) a analysé les travaux parus dans divers pays. Les pesticides entraînant une très forte pullulation des Acariens sont le DDT, le carbaryl, le parathion méthyl ou éthyl ; on constate généralement une forte multiplication à la suite de traitements effectués avec le captane, le diazinon, l'HCH, les huiles miscibles, le malathion, le déméton O méthyl, le diéthyl diphényl dichloroéthane (perthane), le schradane, le thirame et le zirame.

En Pologne, DABROWSKI (1968, 1970) a étudié les fluctuations de population

des Acariens phytophages ou prédateurs (Phytoséiides) dans des vergers de Pommier, traités ou non, ces observations étant complétées par des essais de laboratoire. Les Phytoséiides dominants ont varié suivant les vergers et les années, les plus courants étant *Typhlodromus pyri* SCHEUTEN, *T. rhenanus* OUDM., *Amblyseius* (*Typhlodromus*) *finlandicus* OUDM., *Phytoseius macropilis* BANKS. Les rapports entre les nombres des Acariens prédateurs et celui des Tétranyques étaient généralement de 1 : 1 dans les vergers n'ayant pas reçu de pesticides pendant plusieurs années consécutives ; il a été estimé que des populations de plus de 5 Tétranyques par feuille étaient préjudiciables au Pommier.

Les expériences réalisées dans plusieurs vergers en 1965, 1966 et 1967, ont permis de constater les faits suivants : la mortalité des Phytoséiides est de 80 à 100 p. 100 dans les 10 à 30 jours après le traitement avec le diazinon, le thiométon, le fenthion, le fénitrothion, le déméton S méthyl ; la mortalité est de 80 à 100 p. 100 un mois après le traitement pour le dichlorvos, le formothion.

En essais de laboratoire sur *A. finlandicus* et *P. macropilis*, le dichlorvos était plus toxique que le mévinphos, et surtout que le thiométon.

Les pulvérisations de DDT, de méthoxychlore et de carbaryl ont permis une pullulation des populations de Tétranyques, bien qu'il y ait eu une augmentation du nombre des Phytoséiides, le fénitrothion a permis la multiplication des Tétranyques et non celle des Phytoséiides ; le chlorobenzilate, le phenkapton, le malathion, le dicofol, le tétradifon, ont très fortement abaissé les populations de Tétranyques.

On a observé dans quelques vergers une augmentation des populations de Tétranyques au cours de la seconde année des traitements réalisés avec le dinocap, le manèbe, la doguadine, le thirame, le soufre mouillable, le lindane, le trichlorfon, le dichlorvos et parfois le malathion.

Plusieurs substances n'ont pas entraîné une augmentation significative des populations de Tétranyques : dicofol, chlorofénizon, tétradifon, phenkapton, chinométhionate, diazinon, formothion, fenthion, thiométon, déméton O méthyl, oxychlorure de cuivre, captane et, de façon irrégulière, le malathion.

Il est nécessaire d'utiliser à plusieurs reprises des fongicides pour lutter contre la Tavelure et l'Oïdium ; le captane et, d'une façon moins accusée, le TMTD et le soufre mouillable associé à certains fongicides organiques, semblent accélérer la multiplication des Acariens (BAGGIOLINI et GUIGNARD, 1969). D'après de VRIE (1967), expérimentant sur le Pommier en serre, le captane augmente la longévité des adultes et la fécondité, contrairement au zinèbe et au mancozèbe. Le dinocap, utilisé en mélange avec du folpel pendant toute la saison, ou avec du mancozèbe, de la floraison jusqu'à juillet, a un effet acaricide, et le mancozèbe a une action inhibitrice (BAGGIOLINI et GUIGNARD). Le tableau 1 indique l'action de divers pesticides sur les ennemis des Acariens.

Homoptères. Psylle du Pommier (*Psylla mali* SCHMG.). — D'après GOULD *et al.* (1967), le fénitrothion, l'azinphos méthyl, la phosalone et le carbaryl, ont une efficacité irrégulière ; l'endosulfan, le lindane, le mélange de DDD et de lindane, sont recommandés par STEINER et BAGGIOLINI, (1969).

Les Cochenilles (*Quadraspidiotus piri* LICHT., *Q. ostraeformis* CURT., *Q. schneideri* BACHMANN, *Lepidosaphes ulmi* L., *Epidiaspis leperii* SIGN.) existent dans la plupart des vergers, mais elles ne présentent pas d'intérêt économique.

Coléoptères. — Les charançons phyllophages (*Phyllobius, Peritelus* et *Polydrosus*) sont rarement très nuisibles et ils peuvent être combattus en même temps que *P. mali, A. rosanus,* Capua, ou les Aphides.

Lepidoptères. — L'emploi des pesticides de synthèse a souvent entraîné la multiplication de diverses espèces nuisibles au feuillage ; ce fait a principalement été observé en Suisse. En France, des pullulations de Mineuses ou de Tordeuses se produisent d'une façon très irrégulière.

Dans la région parisienne et l'Aisne, les espèces les plus communes sont la Cheimatobie (*Operophtera brumata* L.) et l'Hyponomeute (*Hyponomeuta malinellus* L.).

Parmi les *Tortricidae,* deux espèces sont parfois localement assez nuisibles : *Archips* (*Cacoacia*) *rosanus* L. et *Adoxophyes* (*Capua*) *reticulana* HB. : cette dernière, qui occasionne depuis plusieurs années des pertes considérables en Belgique, en Allemagne et en Suisse, envahit depuis quelques années les vergers de l'Aisne et de l'Ile-de-France ; elle présente la particularité de ronger non seulement les feuilles, mais aussi les pommes ou les poires et, plus rarement, les fruits à noyau ; sa destruction complique singulièrement la lutte intégrée.

On peut également mentionner *Stigmella malella* STT. (*Stigmellidae*), *Lithocolletis blancardella* F. et *L. corylifoliella* HAW. (*Gracillariidae*) et *Lyonetia clerkella* L. (*Lyonetiidae*), *Pandemis ribeana* HB., *Archips xylosteanus* L., *A. crataeganus* HB., *A. podanus* SCOP., *Hedya nubiferana* HAW., *Spilonota ocellana* F.

Hyménoptères. — L'Hoplocampe du Pommier (*Hoplocampa testudinea* KLUG.) est relativement rare, mais il occasionne parfois des pertes importantes et la prévision de ses attaques est difficile.

B. — ACTION DES PESTICIDES SUR LES ARTHROPODES AUXILIAIRES

Un des principes de base de la lutte intégrée est l'emploi de produits hautement sélectifs ou tout au moins faiblement actifs contre les Arthropodes auxiliaires ; en conséquence, il est intéressant de connaître l'action des divers pesticides sur ces animaux.

A la date du 1er janvier 1971, il y avait en France comme pesticides homologués ou en autorisation provisoire de vente : 18 acaricides du groupe des esters phosphoriques de contact (plusieurs d'entre eux étant également aphicides), et 17 acaricides spécifiques, 31 aphicides, 20 produits contre le Carpocapse, 23 anti-tavelure, 8 anti-oïdium.

Le tableau 1 récapitule les pesticides dont on connaît l'action sur les Arthropodes auxiliaires d'après divers travaux : les signes —, +, ++, correspondent respectivement à un effet faible ou nul, moyen ou accusé.

TABLEAU I

Toxicité des pesticides utilisés contre les Acariens (A), *les Aphides* (P), *le Carpocapse* (C), *la Tavelure* (T) *et l'Oïdium* (O) *sur les Arthropodes auxiliaires*

Matières actives	Phytophages	Phytoseiides (1)	Anthocorides (2)	Coccinellides (3)	Syrphides (4)	Hyménoptères (5)
Arséniate de plomb	C	+		—	—	+
Azinphos éthyl ou méthyl	A P C	+	++	++		+
Bromophos	P	++				
Carbaryl	C	++	—	++		++
Carbophénothion	A P	++				
DDD	C		++	+		
Diazinon	A P C	+	+	+	++	+
Dichlorvos	P	++				
Diméthoate	A P C	+	++	++	++	
Endosulfan	P	—	+	—	—	+
Endothion	P			+	—	—
Fenitrothion	P C	++				
Fenthion	P	++				
Formothion	A P	++				
Huile blanche	A P			+		—
Isolane	P	—	—	—	—	+
Lindane	P	+		++	+	—
Malathion	A P C	++	+	++		++
Mévinphos	P		+	++	++	++
Nicotine (sulfate de)	P	+		—		++
Oxydéméton méthyl	A P	++	+	++	++	++
Parathion	A P C	++	++	++	++	++
Phosalone	A P C	++				+
Phosmet	C	++				
Phosphamidon	P C	++				—
Pirimicarb	P		—	—	++	—
Thiométon	P	+				
Vamidothion	A P	++		—		—
Bacillus thuringiensis			+			
Acaricides spécifiques						
Chinométhionate	A	++	++			+
Chlorbenside	A	—	—			—
Chlorofénizon	A	+				
Dicofol	A	—				—
Tétradifon	A	—	—			—
Tétrasul	A	—	—			—
Thioquinox	A	+				
Fongicides						
B. bordelaise	T —	—				
Binapacryl	— O	++	+			++
Bouillie sulfocalcique	T O	++				
Captane	T —	—	—			+
Dinocap	— O	++	—			+
Folpel	T	—				
Mancozèbe	T	—				
Oxychlorure de cuivre	T	+				+
Soufre mouillable	T O	++	++	+		+
Thirame	T	—	—			+
Zinèbe	T	++	—			—
Zirame	T		—			

(1) D'après de Vrie (1962), Besemer (1964), Sanford (1967), Dabrowski (1968).
(2) — Gratwick (1965), de Vrie (1967), Baranyovits (1970).
(3) — Mac Phee et Sanford (1954), Bonnemaison (1962), Gratwick (1965), Zélény (1965), Baranyovits (1970).
(4) — Bonnemaison (1962), Baranyovits (1970).
(5) — Mac Phee et Sanford (1954, 1961), Evenhuis (1959), Chaboussou (1961), Bonnemaison (1962), Ankersmit *et al.* (1962), Zeleny (1965), Franz (1969), Baranyovits (1970).

C. — PROTECTION DU POMMIER

Les traitements acaricides, insecticides et fongicides peuvent être classés en trois catégories :

1° Les traitements hivernaux (stades A à C).

2° Les traitements post-hivernaux et préfloraux (stades D à E_2).

3° Les traitements post-floraux qui concernent principalement l'Araignée rouge (*P. ulmi*), le Carpocapse, la Capua, parfois l'Hoplocampe, l'Hyponomeute, des Mineuses, *D. plantaginea* et *A. pomi*.

1. — *Traitements hivernaux*

Les traitements hivernaux ont été l'objet de vives critiques ; on leur reproche principalement leur insuffisante efficacité, d'être souvent inutiles et de détruire de nombreux insectes et Acariens utiles (GEIER, 1954).

Les traitements hivernaux ne détruisent pas tous les ravageurs hivernaux, mais les traitements de printemps ou d'été sont souvent d'une efficacité inférieure et ils sont fortement tributaires des précipitations.

Les traitements hivernaux avec le DNOC ou les huiles jaunes sont effectués chaque année dans beaucoup de vergers ; c'est une pratique à déconseiller. Les traitements hivernaux sont à envisager lorsque l'examen hivernal des arbres révèle un épaississement des écorces, le développement des lichens, la présence d'un grand nombre d'œufs d'hiver de *P. ulmi*, de pucerons ou de Cheimatobie, de chenilles d'Hyponomeute hivernantes à l'intérieur des œufs, l'extension de Cochenilles, la présence d'Anthonomes du Pommier. En outre, ces traitements hivernaux permettent d'éviter l'apparition de lignées d'Acariens ou d'insectes résistants vis-à-vis d'un ou plusieurs insecticides utilisés fréquemment au printemps ou en été (BONNEMAISON, 1947, 1961, 1962). Les colorants nitrés détruisent les périthèces de la Tavelure sur les feuilles mortes se trouvant à la surface du sol : les pulvérisations doivent être abondantes.

La fréquence de ces traitements sera très variable suivant les espèces de phytophages les plus courantes, les traitements de printemps ou d'été, les conditions climatiques locales, les variétés, la forme, etc. ; les données fournies par la « prognose hivernale » auront un rôle déterminant, sauf pour les œufs d'hiver des pucerons. A titre indicatif, ces traitements hivernaux pourront être réalisés tous les 3 à 6 ans, le reste du verger étant soumis exclusivement à des traitements préfloraux et post-floraux.

Les arbres qui ne reçoivent pas ces traitements présentent une écorce rugueuse ou craquelée assurant de bons abris hivernaux aussi bien pour les Arthropodes phytophages que pour les auxiliaires. En revanche, des arbres soumis de temps à autre, à un traitement hivernal ont une écorce lisse qui permet difficilement l'hivernation des deux catégories d'Arthropodes ; les espèces utiles qui, en règle générale, se déplacent plus aisément que les phytophages, sont amenées à rechercher des lieux d'hivernation en d'autres endroits que l'écorce des pommiers et, le plus souvent, moins

exposés aux rayons solaires. Il en résulte que les prédateurs ou parasites parviendront plus tardivement au printemps sur les arbres soumis aux traitements hivernaux que sur ceux qui n'en reçoivent pas et que les pulvérisations effectuées en avril seront moins préjudiciables aux auxiliaires sur les premiers que sur les seconds.

2. — *Traitements post-hivernaux et préfloraux*

L'éclosion des œufs d'hiver de *P. ulmi* s'échelonne de la mi-avril à la mi-mai, soit du stade D au stade H (1) (fig. 1).

L'éclosion des œufs d'hiver de *R. insertum*, *A. pomi*, *D. plantaginea*, *D. anthrisci* CB., *D. brancoi*, *D. chaerophylli* CB., *D. radicola* MORDV., et les mues imaginales des fondatrices ont lieu pour les trois espèces à quelques jours d'intervalle ; on peut donc envisager un traitement commun pour les trois Aphides ; *R. insertum*, qui est de beaucoup l'espèce la plus commune, est d'un intérêt économique négligeable.

Le puceron lanigère pourra présenter, suivant les variétés de Pommier, les conditions écologiques hivernales et printanières, un intérêt nul ou important.

Le parathion, le carbophénothion, le diéthion, sont faiblement actifs contre *A. pomi* ; une excellente protection, qui a persisté pendant plus de 21 jours, a été obtenue avec le déméton méthyl, le diméthoate et le carbaryl (LAMBERT et LHOSTE, 1963) ; dans d'autres essais, les produits les plus efficaces ont été : l'azinphos, l'endosulfan, le mévinphos, le diazinon, le lindane.

Les substances les plus actives contre *D. plantaginea* sont : l'oléoparathion et le parathion, l'azinphos, le fénitrothion, le diméthoate, la phosalone.

Contre le Puceron lanigère, on peut conseiller un traitement post-hivernal avec l'oléoparathion à 45 g ou l'HCH à 120-150 g m.a./hl et des traitements post-floraux avec le vamidothion (BONNEMAISON, 1962).

Les œufs d'hiver de *P. mali* éclosent d'une façon échelonnée depuis le début d'avril jusqu'à la fin du mois ; les traitements d'hiver au carbolinéum ou aux huiles jaunes sont efficaces mais non ceux à base de DNOC ; les larves sont assez facilement détruites par les esters phosphoriques.

Les jeunes chenilles hivernantes d'Hyponomeute abandonnent les œufs à partir de la mi-avril ; la lutte contre cette espèce peut être réalisée de diverses façons : par des traitements hivernaux avec du DNOC ou des huiles jaunes, des traitements post-hivernaux avec l'oléoparathion ou l'oléomalathion, ou encore, après la floraison, avec l'endosulfan, le trichlorfon, le lindane ou *B. thuringiensis*.

Contre les Tordeuses (*Archips rosanus* L., *A. xylosteanus* L., *A. crataeganus* HB., *A. podanus* SC., *Pandemis ribeana* HB., *Spilonota ocellana* F., *Hedya nubiferana* HAW. et les Mineuses (*Lyonetia clerkella* L. *Lithocolletis blancardella* F.), les produits les plus recommandables sont la phosalone, le DDD, l'azinphos et le phénitrothion, l'endosulfan, le trichlorfon et le lindane ; les trois derniers ne sont que d'une efficacité moyenne contre les Tordeuses.

Les chenilles de la Capua (*A. reticulana* HB.) abandonnent leur abri hivernal entre les premiers jours d'avril et la fin de ce mois ; les traitements actuellement conseillés sont l'application de DDD, ou de DDD additionné de lindane, avant la floraison (STEINER et BAGGIOLINI, 1969).

(1) Les stades phénologiques indiqués se rapportent à la variété Golden delicious.

Les œufs d'hiver de la Cheimatobie sont tués par le carbolinéum appliqué de décembre à fin février ou par le DNOC et les huiles jaunes pulvérisées immédiatement avant le débourrement ; on peut également détruire les jeunes chenilles avec l'oléoparathion appliqué après l'éclatement des bourgeons (VENTURA et HERVÉ, 1960), ou avant la floraison avec l'arséniate de plomb, le parathion, le diazinon, l'azinphos, le fénitrothion, la phosalone (GOULD *et al.*, 1967).

D'après MARTOURET (1970), *Bacillus thuringiensis* est très efficace dans la région parisienne contre la Cheimatobie, et l'Hyponomeute à la condition qu'il ne pleuve pas pendant au moins 48 h après le traitement ; en Grande-Bretagne, GOULD *et al.* (1967) mentionnent que ce Bacille a été inactif contre la Cheimatobie et diverses Tordeuses.

Pour les traitements préfloraux, STEINER et BAGGIOLINI (1969) recommandent l'emploi de l'endosulfan, efficace contre les pucerons, le Psylle, l'Hyponomeute, la Cheimatobie, mais assez peu actif contre les Tordeuses, l'isolane pour les pucerons, le DDD additionné ou non de lindane efficace contre les pucerons, psylles, tordeuses, Cheimatobie, mais d'une action limitée sur les *Dysaphis*.

Aux stades C à E, les jeunes feuilles présentent une forte pilosité et les pucerons ou les jeunes chenilles s'insinuent entre les poils ; il est donc nécessaire d'utiliser un insecticide additionné d'huile ou d'un mouillant, agissant par contact, par ingestion et, si possible, par inhalation.

La figure 1 montre que les dates optimales de traitement se situent en moyenne entre le 10 avril (Cheimatobie, Capua) et la fin du mois (*P. mali*, *A. rosanus*, charançons phyllophages).

Au cours de la première quinzaire d'avril, les Arthopodes auxiliaires sont peu communs ; les plus actifs sont les Phytoséiides, les Anthocorides et les Coccinelles adultes. On peut grossièrement envisager deux cas ; le verger possède :

1° une population forte de *P. ulmi*, ou encore il a été observé une tendance à une progression de cette espèce au cours de l'année précédente, et une population faible des autres ravageurs ;

2° une population faible de *P. ulmi*, importante en pucerons et Lépidoptères.

Dans le premier cas, on utilisera le tétrasul, acaricide spécifique, quelques jours avant le début de la floraison (stades D, E).

Dans le second cas, suivant la diversité des espèces et l'importance numérique de celles-ci, il y a deux possibilités :

a) L'application d'un seul traitement aux stades E, E_2 avec l'azinphos, le diazinon, le lindane, le mévinphos, le méthidathion, le parathion, la phosalone, ou encore l'endosulfan s'il existe peu de Tordeuses et de Mineuses ; le diazinon, et la phosalone sont d'une efficacité moyenne contre la Capua.

b) l'application de deux traitements si les populations de pucerons, Capua, Tordeuses et Mineuses, Cheimatobie, sont élevées.

Le premier traitement (1 *a*) sera fait avec l'oléoparathion à 35-45 g m.a./hl à la fin de la première décade d'avril (stade C-D_2) : il permettra de détruire les larves les plus précoces de *P. ulmi*, les jeunes fondatrices de pucerons, les chenilles de Capua et d'Hyponomeute (d'après les travaux suisses, le parathion méthyl est plus toxique pour l'Hyponomeute que le parathion éthyl) qui ont repris leur activité et celles de la

Cheimatobie, particulièrement préjudiciables à cette date. L'oléoparathion présente l'inconvénient d'être nocif pour les ennemis naturels des Acariens ; en conséquence, les traitements qui lui feront suite devront être peu dangereux pour ces auxiliaires.

Le second traitement (1 *b*), dont l'utilité sera déterminée par un relevé de la faune, sera appliqué quelques jours avant la floraison ; on pourra employer l'azinphos, le mévinphos, le méthidathion, la phosalone : il complétera la destruction des Arthro-

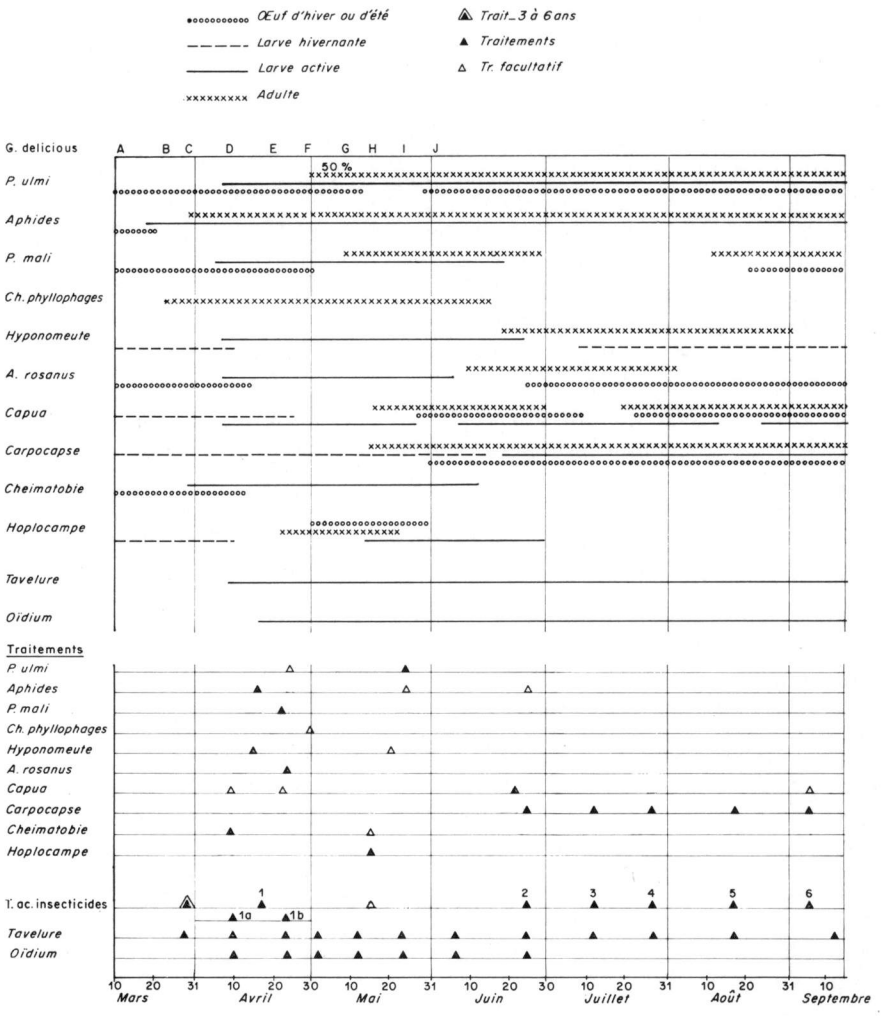

FIG. 1

De haut en bas : stades phénologiques floraux de la variété Golden delicious dans la région parisienne, cycles biologiques des principaux ennemis animaux du Pommier (*P. ulmi* et insectes), périodes de développement de la Tavelure et de l'Oïdium, dates optimums des traitements contre chaque ravageur.

En bas, traitements acaricides et insecticides recommandés : traitement tous les 3 à 6 ans avec du DNOC ou des huiles jaunes ; 1 : traitement avec le tétrasul dans les vergers fortement infestés par *P. ulmi* (complété éventuellement par le traitement 1 *b*) ou traitement 1 *a* avec l'oléoparathion et 1 *b* avec divers insecticides ; traitement facultatif à la mi-mai ; les traitements 2 à 6 concernent le Carpocapse et parfois la *Capua*. Pour les traitements anti-tavelure et anti-oïdium, il sera utilisé de préférence des fongicides défavorables à la multiplication des Acariens.

podes mentionnés précédemment et, en outre, l'Hyponomeute, les Tordeuses et Mineuses, ainsi que les chenilles de Capua ayant repris tardivement leur activité.

L'intérêt de ces deux traitements consécutifs est qu'ils détruisent les ravageurs du Pommier (à l'exception de l'Hoplocampe et du Carpocapse) lorsque ceux-ci sont très jeunes, et par conséquent plus sensibles aux pesticides ; ils sont réalisés lorsque les auxiliaires sont peu nombreux, et, la surface foliaire étant réduite, la quantité de bouillie par ha est faible ; il sera souvent possible de les combiner avec des traitements antifongiques ; enfin ils peuvent rendre inutile un traitement à la fin mai.

Les traitements contre la Tavelure et l'Oïdium indiqués sur la figure 1 représentent un cas moyen ; il est évident que ces traitements doivent être appliqués suivant les directives fournies par les Services d'Avertissements agricoles. Le premier traitement préfloral, qui n'est pas obligatoire, sera à base de bouillie cuprique, le second (mi-avril) sera exécuté avec une bouillie cuprique ou un produit organique, le troisième (pleine floraison) avec du soufre mouillable contre la Tavelure et l'Oïdium ou un fongicide organique (captane, folpel, mancozèbe, thirame, zinèbe) contre la Tavelure.

3. — *Traitements post-floraux*

Le « phytophage permanent » à combattre est le Carpocapse ; dans les vergers situés à la latitude de Paris ou au nord de celle-ci, la Capua est un ennemi grave en raison des lésions qu'elle occasionne aux fruits.

Les autres insectes susceptibles d'êtres dommageables si les traitements préfloraux ont été faits dans de mauvaises conditions sont les Pucerons *D. plantaginea* et *A. pomi* (infestation résultant souvent des vols de virginopares provenant de jeunes plantations ou de pépinières), ainsi que le P. lanigère, le Psylle, l'Hyponomeute, diverses Tordeuses ou Mineuses ; il peut y avoir des pullulations locales d'Hoplocampe et de Charançons phyllophages (*Peritelus*, *Polydrosus*, *Phyllobius*, *Rhynchites*).

Enfin, l'Araignée rouge peut être très préjudiciable : il sera parfois nécessaire d'envisager une pulvérisation avec un acaricide spécifique, mais il faudra surtout veiller à utiliser contre les autres ennemis du Pommier des pesticides qui n'exercent pas une action favorable sur sa multiplication. La période optimale de traitement est celle où tous les œufs d'hiver ont éclos et les premières pontes des œufs d'été n'ont pas encore débuté (GUNTHART, 1951). Si le traitement mentionné à la mi-mai (fig. 1) s'avère nécessaire, un systémique tel que le vamidothion ou l'oxydéméton, réduira fortement les populations de *P. ulmi*, et de pucerons (*D. plantaginea* et autres *Dysaphis*, *A. pomi*, puceron lanigère).

L'Hoplocampe n'est nuisible que d'une façon sporadique et il nécessite un traitement à un stade phénologique précis (stade G_2-G_3) correspondant à la chute de 50 p. 100 des pétales : le vamidothion, l'oxyméthon, la phosalone, sont efficaces.

La présence de la Capua complique beaucoup le problème de la protection du Pommier car l'éclosion et le développement des chenilles de la première génération s'échelonnent du 10 juin à la première décade d'août, celle des chenilles de la seconde génération de la troisième décade d'août à la fin octobre ; en outre, ces chenilles sont peu vulnérables car elles tissent des toiles soyeuses et s'abritent sous des feuilles appliquées l'une sur l'autre ou sur les fruits. BAGGIOLINI *et al.* (1969) recommandent le mévinphos, et, en traitements mixtes dirigés contre la Capua et le Carpocapse

l'azinphos, le méthidathion ou le carbaryl. STEINER et BAGGIOLINI (1969) conseillent des pulvérisations de trichlorfon, de diazinon ou de phosalone à la fin juin.

A l'automne 1970, d'importants vergers situés dans la région de Villers-Cotterets, présentaient à la récolte 40 à 80 p. 100 de fruits lésés par cet insecte (au moment de l'éclaircissage, réalisé à partir de la mi-juillet, les fruits attaqués avaient été éliminés dans une forte proportion), bien qu'il ait été appliqué 8 à 10 traitements (DNOC, parathion, phosalone, azinphos, carbaryl) de mars à la mi-août.

En 1971 et à Villers-Cotterets, la reprise d'activité des chenilles hivernantes a commencé dans les premiers jours d'avril et s'est terminée à la fin de ce mois. L'éclosion des papillons de la génération hivernante a débuté vers le 10 mai et s'est terminée le 19 juillet ; un piège lumineux du type « Robinson », légèrement modifié, a été mis en place le 2 juin et les captures de papillons ont été importantes du 2 juin au 1er juillet avec des maximums journaliers de 80 à 85 papillons les 8, 14, 20 et 21 juin.

Sur ces bases, nous avons conseillé aux arboriculteurs, les traitements suivants :

1° *Contre les chenilles hivernantes*

a) Traitement aux stades BC à C avec du DNOC ou des huiles jaunes.

b) ou traitement post-hivernal avec de l'oléoparathion.

Les arboriculteurs n'ont utilisé que le DNOC à la dose de 460 g m.a./hl ou l'oléoparathion à 30 g m.a./hl, doses inférieures aux concentrations recommandées ; les traitements ont été effectués entre le 25 et le 28 mars pour le DNOC, entre le 6 et le 13 avril pour l'oléoparathion ; les pourcentage de mortalité des larves ont été, suivant les vergers, de 40 à 62 p. 100 pour le DNOC et de 68 à 99 p. 100 pour l'oléoparathion.

2° *Contre les chenilles de la première génération.*

Deux traitements avec l'azinphos (quelques autres insecticides ont été essayés) entre le 22 et le 25 juin et entre le 3 et le 10 juillet, ces traitements étant également actifs contre le Carpocapse.

Plusieurs arboriculteurs ont, en outre, effectué un traitement entre le 14 et le 20 mai contre les chenilles de Microlépidoptères et les pucerons, avec du parathion méthyl ou éthyl.

Il n'a pas été capturé, dans le piège lumineux, un seul papillon de la première génération entre le 20 juillet et le 23 septembre et, à la récolte, le pourcentage de fruits lésés a été nul ou infime suivant les vergers (BONNEMAISON, 1971).

Les traitements post-floraux les plus fréquents sont appliqués contre la Tavelure, l'Oïdium et le Carpocapse. L'examen du tableau 1 montre que les pesticides les moins nuisibles pour les auxiliaires sont, par ordre décroissant :

— contre la Tavelure : le mancozèbe, le thirame, le folpel, le captane ; la doguadine est efficace contre la Tavelure et freine le développement de l'Oïdium, mais on ne possède pas de données sur son action contre les auxiliaires.

— contre l'Oïdium : le dinocap, le binapacryl.

— contre le Carpocapse : la phosalone, le méthidathion, le phosphamidon ; le carbaryl est très efficace mais il favorise nettement la multiplication des Acariens ; le parathion (peu actif contre *A. pomi*), le diméthoate, le formothion, l'azinphos,

sont acaricides ; leur emploi trop fréquent facilite parfois l'extension des Acariens pour des raisons mal élucidées. L'arséniate de plomb est excellent contre le Carpocapse et inactif contre les auxiliaires, mais son emploi sera vraisemblablement interdit dans un délai assez bref.

La persistance d'action contre le Carpocapse est la suivante : 22-24 jours pour le DDT, 15 jours pour le carbophénothion, 14 jours pour le carbaryl, 12 jours pour l'azinphos, 11 jours pour le parathion, 7 jours pour le malathion, 6 jours pour le diazinon (GRATWICH *et al.*, 1965) ; la persistance d'action de la phosalone et du phosphamidon est de 12 à 15 jours.

D. — DISCUSSION

Les ennemis animaux les plus communs dans la plupart des vergers de l'Ile-de-France sont : 1 Acarien : *P. ulmi*, 4 Aphides : *R. insertum*, *D. plantaginea*, *A. pomi*, *E. lanigerum*, d'une façon irrégulière des Charançons phyllophages : *Peritelus*, *Polydrosus*, *Phyllobius*, Rhynchites), des Lépidoptères : Hyponomeute, *Archips rosanus*, la Capua (dégâts localisés mais en extension), diverses Tordeuses et Mineuses, le Carpocapse, la Cheimatobie et, de façon sporadique, l'Hoplocampe.

Les pucerons et le Carpocapse sont des « phytophages permanents ».

La Capua progresse même dans des vergers qui reçoivent un petit nombre de traitements ; les lésions qu'elle occasionne aux fruits justifient également des traitements particuliers.

Les autres espèces appartenant au groupe des « phytophages accidentels » sont, à l'exception de la Cheimatobie et de l'Hoplocampe, nuisibles au feuillage.

Le problème ardu que constitue la protection du Pommier consistera dans ses grandes lignes :

1° à faire appel à des traitements insecticides contre les phytophages permanents ou nuisibles aux fruits, en vue de l'obtention d'un très haut pourcentage de fruits sains, le triage visuel des fruits étant une opération onéreuse : il est nécessaire de traiter de façon précise en fonction des données fournies par les notations biologiques ;

2° à n'envisager des traitements contre les « phytophages accidentels » que lorsque les populations de ces derniers vont vraisemblablement dépasser le seuil de tolérance économique ;

3° dans un cas comme dans l'autre, à veiller à ne pas bouleverser l'équilibre biologique ; cela pourra être obtenu de deux façons :

a) par l'emploi de produits polyvalents à longue persistance d'action quand les auxiliaires sont peu nombreux : il s'agit en l'occurrence d'une *sélectivité écologique* consistant essentiellement en des traitements relativement précoces qui affectent davantage un phytophage que ses ennemis, ces derniers parvenant plus tardivement dans les vergers (BONNEMAISON, 1950, 1970 ; RIPPER, 1956) ;

b) par l'usage de pesticides dépourvus d'une très haute toxicité à l'égard des prédateurs ou parasites les plus efficaces (*sélectivité physiologique*) ; le choix de ces

pesticides devra être d'autant plus sévère qu'ils sont appelés à être employés plus fréquemment : c'est le cas notamment des fongicides.

La lutte intégrée repose essentiellement sur une numération précise des phytophages et de leurs ennemis : c'est un travail difficile, nécessitant l'emploi simultané de plusieurs méthodes de dénombrement et qui ne peut être réalisé par les arboriculteurs. La faune d'un verger diffère souvent très fortement de celle d'un verger voisin et fréquemment suivant les diverses parties d'un verger soumises aux mêmes traitements, mais occupant des biotopes très légèrement différents. Les facteurs climatiques peuvent modifier brusquement une biocénose, une longue période pluvieuse interdire un traitement, une température anormale modifier la « coïncidence d'activité » des phytophages et de leurs ennemis. C'est cette inconstance qui incite confusément les arboriculteurs à réduire les aléas en appliquant des traitements pesticides en nombre souvent supérieur à ceux qui sont indispensables.

Les traitements énumérés ci-dessous ne sont mentionnés qu'à titre indicatif en ce qui concerne les phytophages accidentels (fig. 1) ; on peut envisager :

1° Des traitements hivernaux avec du DNOC ou des huiles jaunes tous les 3 à 6 ans, réalisés au stade C, une application plus tardive provoquant des brûlures.

2° Au cours du mois d'avril, un traitement (1) ou deux (1 *a* et 1 *b*) :

— Traitement 1 : dans les vergers fortement infestés par *P. ulmi* avec le tétrasul au stade DE ; ce traitement pourra éventuellement être suivi du traitement 1 *b*.

— Traitement 1 *a* et 1 *b* : dans les vergers faiblement attaqués par *P. ulmi* et fortement par d'autres ravageurs, ce qui est le cas le plus fréquent dans la région parisienne.

1 *a* : au stade CD, avec l'oléoparathion à 35-45 g MA/hl,

1 *b* : au stade E, avec l'azinphos, le mévinphos, le méthidation, la phosalone, ce second traitement n'étant pas obligatoire.

3° A la mi-mai (stade G_2), il sera parfois nécessaire de traiter contre *P. ulmi*, *D. plantaginea*, *A. pomi*, éventuellement l'Hoplocampe. A cette période de l'année, beaucoup de prédateurs ou de parasites se trouvent dans les vergers et on utilisera des pesticides peu toxiques, les plus satisfaisants étant des endothérapiques (vamidothion, oxydéméton) efficaces contre *P. ulmi*, les pucerons et le Psylle, mais non contre les Mineuses, le phosphamidon, actif contre les pucerons ainsi que les Mineuses et modérément contre *P. ulmi*, l'isolane, recommandable seulement contre les pucerons et le Psylle.

4° Les traitements n° 2 à 6 s'appliquent au Carpocapse et à la Capua, à la Tavelure et à l'Oïdium : le choix des pesticides doit tenir compte de leur relative innocuité à l'égard des auxiliaires, et de leur persistance d'action. La préférence devra être donnée à des fongicides qui n'exercent pas une action favorisante pour les Acariens.

E. — CONCLUSIONS

1° La lutte intégrée repose sur l'équilibre des populations phytophages et de leurs ennemis ; nous devons bien admettre que c'est une notion abstraite et que cet équilibre est, en fait, très fluctuant.

2° Cet équilibre est fortement tributaire des facteurs abiotiques qui agissent de façon différente sur les diverses espèces phytophages ou auxiliaires. Cela peut entraîner parfois une défaillance dans la « coïncidence chronologique ».

3° Le Pommier est l'arbre fruitier qui présente la biocénose la plus variée et la plus instable. Le but à rechercher n'est pas de maintenir toutes les espèces animales à un faible niveau de population, mais essentiellement de réduire au maximum les populations des phytophages permanents ou préjudiciables aux fruits (Carpocapse et Capua). Pour des raisons économiques et psychologiques, le concept de la lutte intégrée sera admis par les arboriculteurs à la condition que les fruits ne présentent qu'une très faible proportion de déchets ; ils admettront beaucoup plus facilement la présence de légères lésions sur le feuillage que sur les fruits, la commercialisation de ces derniers devenant de plus en plus difficile.

4° Le choix des dates des traitements et des pesticides doit viser non seulement à assurer un effet immédiat mais aussi (principalement pour *P. ulmi*) une action à long terme qui ne s'extériorisera que l'année ou les années suivantes. En raison du montant élevé des traitements, il est justifié, du point de vue économique, d'utiliser des pesticides polyvalents, d'un prix relativement bas en raison même de cette polyvalence, au moment où les auxiliaires sont rares, c'est-à-dire avant la floraison. Après la floraison, le choix des pesticides est plus difficile : il faut s'efforcer d'utiliser des substances actives sur plus d'un ravageur, qui n'exercent qu'un faible effet déprimant sur les auxiliaires et principalement les ennemis des phytophages accidentels.

5° Pour diverses raisons, la biocénose d'un verger de Pommiers diffère souvent de celle d'un verger très voisin tant dans l'importance relative de ses composants que dans les interactions entre ceux-ci ; il en résulte qu'un programme de lutte intégrée qui donnera satisfaction dans un verger, pourra être décevant dans un autre. En raison de la complexité des facteurs qui interviennent dans la biocénose d'un verger, de la diversité des effets primaires et secondaires des pesticides, il est indispensable de fournir à l'arboriculteur tous les éléments d'ordre pratique lui permettant de protéger son verger dans les meilleures conditions techniques et économiques (ces renseignements pourraient être mentionnés dans les bulletins des stations d'avertissements agricoles) ; cette condition étant remplie, c'est l'arboriculteur qui est le plus qualifié pour déterminer l'opportunité des traitements et le choix des pesticides à utiliser dans sa plantation.

Reçu pour publication en octobre 1971.

SUMMARY

APHIDS AND TREATMENT OF APPLE-TREE WITH INSECTICIDES
II. — TREATMENT WITH INSECTICIDES AND MITICIDES

The factors of aphid pullulation on apple-trees in the surroundings of Paris were mentioned in a previous communication (1972). Abiotic and biotic factors mostly cannot properly stop the aphid pullulation and the application of one or two aphicide treatments in a year is required.

Among fruit-trees, the fauna of the apple-tree is the most varied. This fauna can be divided

into « permanent phytophagous insects » (Codling moth, aphids), « accidental phytophagous insects » (Fruit-tree spider mite, apple-sucker, scales, Microlepidoptera), the population levels of which remain generally low when neither insecticides nor fungicides are used, and « indifferent phytophagous insects » which are not of direct economic interest.

On an intensive orchard, it is absolutely necessary to use treatments against fruit predators (Codling moth, Tortrix moth, Rosy apple aphid) as well as against apple scrab and apple powdery mildiew. In order to reduce to a minimum the damages caused by the predators of permanent phytophagous insects and especially those of accidental phytophagous insects, it is recommended to utilize polyvalent and persistent pesticides after the winter and before the blossoming as the auxiliaries are relatively rare during this period of the year (ecological selectivity), and to apply miticides, insecticides and fungicides with a low toxicity towards predators or parasites (physiological selectivity) after the blossoming.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANKERSMIT G. W., LOCHER Th., VELTHUIS H. H. W., ZWART K. W. R., 1962. Effect of insecticides, acaricides and fungicides on *Mormoniella vitripennis* WALKER (*Hym. Pteromalidae*). *Entomophaga*, **7**, 251-255.

BAGGIOLINI M., 1969. L'application pratique de la lutte intégrée dans des cultures commerciales de pommiers en Suisse romande. *Lutte intégrée en vergers, C. R. 4e Symp. Org. intern. Lutte biol.*, Avignon, sept. 1969, 51-66.

BAGGIOLINI M., 1969. La lutte intégrée dans les cultures de pommiers : premières indications pratiques. *Rev. suisse Vitic. Arboric.*, **1**, 19-22.

BAGGIOLINI M., 1970. Possibilités de lutte intégrée contre la Tordeuse des buissons *Archips* (*Cacoecia*) *rosana* L. *Lutte intégrée en vergers, C. R. 4e Symp. Org. intern. Lutte biol.*, Avignon, sept. 1969, 91.

BAGGIOLINI M., BOLAY A., GUIGNARD E., NEURY G., WURGLER W., 1969. Traitements antiparasitaires en viticulture et en arboriculture. *Rev. suisse Vitic. Arboric.*, **1**, 3-18.

BAGGIOLINI M., GUIGNARD E., 1969. Étude du comportement des acariens en fonction du programme de traitements adopté dans les vergers. *Conf. intern. sur les Acariens*, Versailles, 6 sept. 1968, 30-32.

BARANYOVITS F., 1970. Le Pirimor, aphicide nouveau contre les pucerons résistants, et son utilisation dans les programmes de lutte intégrée. *F. A. O., Bull. phytosanit.*, **18**, 64-66.

BESEMER A. F. H., 1964. The available data on the effect of spray chemicals on useful Arthropods in orchards. *Entomophaga*, **9**, 263-269.

BONNEMAISON L., 1947. Remarques sur l'utilisation des composés organiques de synthèse. *Agriculture*, 187-189.

BONNEMAISON L., 1950. La lutte contre les pucerons. *Bull. techn. Inf.*, **49**, 229-234.

BONNEMAISON L., 1951. Les insecticides télétoxiques ou systémiques. *Bull. Techn. Inform.*, **57**, 223-226.

BONNEMAISON L., 1961-1962. *Les ennemis animaux des plantes cultivées et des forêts*. 3 vol., édit. S. E. P., Paris.

BONNEMAISON L., 1962. Toxicité de divers insecticides de contact ou endothérapiques vis-à-vis des prédateurs et parasites des pucerons. *Phytiat. Phytopharmacie*, **11**, 85-103.

BONNEMAISON L., 1965. Integrated control of several Aphids. *Ecology of Aphidophagous Insects*, Prague, 329-330.

BONNEMAISON L., 1970. La protection des plantes cultivées contre les Insectes et les Acariens. *Phytoma*, **220**, 19-37.

BONNEMAISON L., 1971. La Capua des arbres fruitiers (*Adoxophyes reticulana* HB.). *Pomologie française*, **13**, 275-282.

BONNEMAISON L., 1972. Aphides et traitements insecticides du Pommier. I. Facteurs des pullulations aphidiennes. *Ann. Zool.-Écol. animale*, **4**, 129-149.

CHABOUSSOU F., 1961. Action de divers insecticides et notamment de certains produits endothérapiques vis-à-vis d'*Aphelinus mali* HALD. évoluant à l'intérieur du Puceron lanigère du Pommier *Eriosoma lanigerum* HAUSSM. *Rev. Path. vég. Ent. agric.*, **40**, 18-29.

DABROWSKI T., 1968. Toksycznose vapony (DDVP) i phosdrinu dia drapizeznych roztoczy z rodziny *Phytoseiidae* (*Acarina*). (The toxicity of dichlorvos and mevinphos to predacious mites of the family *Phytoseiidae*). *Biul. Inst. Ochr. Rosl.*, **40**, 525-536.

DABROWSKI T., 1968. Dzialanie nastepcze fenitrothionu i carbarylu na przedziorki (*Tetranychidae*) i drapiezne roztocze (*Phytoseiidae*) w sadach jabloniowych. (The residual action of fenitrothion and carbaryl on spider mites and predacious mites in apple orchards). *Bull. Inst. Ochr. Rosl.*, **40**, 537-552.

DABROWSKI T., 1970. Density of spider mites (*Tetranychidae*) and predatory mites (*Phytoseiidae*) in apple orchards treated and not treated with pesticides. *Ekol. pol.*, **18**, 111-136.

DICKER G. H. L., 1967. Integrated control of apple pests. *Fourth British Insecticide and Fungicide Conference, Proceedings*, 1-7.

DOSSE G., 1962. Die Feinde der raubmilben als Reduzierender Faktor der Spinnmilben. *Entomophaga*, **7**, 227-236.

EVENHUIS H. H., 1959. Effect van insekticiden op de Bloedluis-parasiet *Aphelinus mali*. *Meded. Dir. Tuinb*, **22**, 306-311.

EVENHUIS H. H., 1969. Considerations on the integrated control of apple Aphids. *C. R. 4e Symposium O. I. L. B. sur la lutte intégrée en vergers*, Avignon, 129-136.

FLUITER H. J. de, 1968. Introduction on integrated control modified spray scheme for orchard pests and diseases. *Meded. Rijksfac. Landbouwwetensch. Gent.*, **22**, 567-575.

FRANZ J. M., 1969. Die Wirkung einiger Fungizide auf *Trichogramma*. *Lutte intégrée en vergers, C. R. 4e Symp. Org. intern. Lutte biologique*, Avignon, 182.

GEIER M., 1954. Études en cours en Suisse sur les traitements insecticides d'hiver en arboriculture fruitière. *Bull. Techn. Inform.*, 651-655.

GOULD H. J., FRENCH N., VERNON J. D. R., 1967. Alternatives to D.D.T.for the control of pre-blossom pests of apple. *Pl. Path.*, **16**, 37-42.

GRATWICK M., 1965. Laboratory studies of the relative toxicities of orchard insecticides to predatory insects. *52nd Rep. E. Malling Res. Stn.*, 1964, 171-176.

GRATWICH M., SILLIBOURN J. M., TEW R. P., 1965. The toxicity of insecticides to larvae of the codling moth *Cydia pomonella* L. 1. Intrinsic toxicity and persistence. *Bull. entomol. Res.*, **56**, 367-376.

GUNTHART E., 1956. Das rote-spinne-problem im Weinbau. *Schweiz. Zeitschr. Obst u. Weinbau*, **65**, 14-20.

JONES D. P., 1967. The commercial and industrial implications of integrated control. *Fourth British Insecticide and Fungicide Conference, Proceedings*, 12-18.

LAMBERT J., LHOSTE J., 1963. Influence de certains traitements chimiques sur l'évolution des populations d'*Aphidula pomi* DE GEER. *Meded. Landbouwhogesch. Opozoekingstns. Gent*, **28**, 777-783.

LESKI R., 1966. Wplyw pestycydow na biocenoze sadow. *Zesz. probl. Post. Nauk roln*, **60**, 53-104.

MAC PHEE A. W., SANFORD K. H., 1954. The influence of spray programms on the fauna of apple orchards in Nova Scotia. VII. Effects on some beneficial Arthropods. *Canad. Entomol.*, **86**, 128-135.

MADSEN H. F., MORGAN V. G., 1970. Pome fruit pests and their control. *Ann. Rev. Entomol.*, **15**, 295-320.

MARTOURET D., 1970. Le verger expérimental de pommiers de la Minière : premières constatations en lutte intégrée. *Bull. Techn. Inform.*, **249**, 289-307.

MASSEE A. M., 1953. Insect population balance and chemical control of pests. *Chem. and Ind.*, 1004-1005.

MATHYS G., 1953. La protection contre les Acariens nuisibles au feuillage des arbres fruitiers. *Rev. Romande Agric. Vitic. Arboric.*, **9**, 49-51.

MATHYS G., 1955. Le problème du bryobe précieux (*Bryobia praetiosa* KOCH.) dans le cadre de la lutte contre les Araignées rouges. *Sta. Fed. essais agric.* Lausanne, **492**, 1-8.

MILAIRE H., 1967. Expérimentation de lutte intégrée dans un verger de Pommiers. *Entomophaga*, Mém. H. S., **3**, 131-132.

MUIR R. C., 1965. The effects of sprays on the fauna of apple trees. I. The influence of winter wash, captan, and lime-sulphur on the interaction of populations of *Panonychus ulmi* KOCH. (*Acarina* : *Tetranychidae*) and its predator, *Blepharidopterus angulatus* FALL. (*Heteroptera* : *Miridae*). *J. appl. Ecol.*, **2**, 31-41.

MUIR R. C., 1965. The effects of sprays on the fauna of apple trees. II. Some aspects of the interaction between populations of *Blepharidopterus angulatus* FALL. (*Heteroptera* : *Miridae*) and its prey, *Panonychus ulmi* KOCH. (*Acarina*) *Tetranychidae*. *J. appl. Ecol.*, **2**, 43-57.

MUIR R. C., 1965. The effect of sprays on the fauna of apple trees. III. The influence of certain fungicides and petal-fall insecticides on the fruit tree red spider mite, *Panonychus ulmi* KOCH. and its predators. *Ann. Rep. East Malling Res. Sta.*, 1964, 167-170.

RAMBIER A., 1969. Influence de traitement au D.D.T., au parathion et au carbonyl sur les ennemis naturels de *Panonychus ulmi*. *Lutte intégrée en vergers, C. R. 4e Symp. org. intern. Lutte biol.*, Avignon, sept. 1969, 173-178.

RIPPER W. E., 1965. Effect of pesticides on balance of Arthropod populations. *Ann. Rev. Entomol.*, **1**, 403-438.

SANFORD X. H., 1967. The influence of spray programs on the fauna of apple orchards in Nova Scotia. XVII. Effects on some predacious mites. *Canad. Entomol.*, **99**, 197-200.

SANFORD X. H., HERBERT H. J., 1966. The influence of spray programs on the fauna of apple orchards in Nova Scotia. XV. Chemical controls for winther moth, *Operophtera brumata* L. and their effects on phytophagous mite and predator population. *Canad. Entomol.*, **98**, 991-999.

SPEYER W., 1937. Erfahrungen bei der Schädlings bekämpfung im Altlander Ostbau. *NachrBl. Dtsch. PflSchDienst*, **17**, 87-88.

STEINER H., 1962. Einflusse von insektiziden, akariziden und fungiziden auf die biozönose der obstanlagen. *Entomophaga*, **7**, 207-214.

STEINER H., 1965. Eine einfache Methode, die Wirkung eines Pflanzenschutzmittels auf die Fauna der Obstbäume festzustellen. *Entomophaga*, **10**, 231-243.

STEINER H., 1967. Zur Bekämpfung phosphoraureester resistender obstbaumspinnmilben (*Panonychus ulmi* KOCH.). *Entomophaga*, Mém. H. S., **3**, 85-87.

STEINER H., 1968. Probleme der Bestimmung wirtschaftlicher Schadensschwellen bei der integrierte bekämpfung. *Meded. Rijksfac. Landbouwwetensch. Gent*, **33**, 577-581.

STEINER H., BAGGIOLINI M., 1969. *Introduction à la lutte intégrée en vergers de Pommiers.* Adaptation française par C. BENASSY et H.-G. MILAIRE **1**, 64 p.

UNTERSTENHOEFER G., 1955. Ueber Wirkungsbreite, Zeitpunk und Umfang der anwendung von akariziden im Ostbau. *Gesunde Pflanzen*, **7**, 102-108.

VENTURA E., HERVÉ J.-J., 1960. Étude comparée de l'efficacité de quelques esters phosphoriques huileux sur les œufs de Cheimatobie. *Phytiat. Phytopharmacie*, **9**, 233-240.

VRIE M. van de, 1962. The influence of spray chemicals on predatory and phytophagous mites on apple trees in laboratory and fields trials in the Netherlands. *Entomophaga*, **7**, 243-250.

VRIE M. van de, 1967. Invloed van bestrijdingsmiddelen op de roffvijanden van de fruitspintmijt. *Jaarverslag. Inst. v. Plantenziektenk Onderzoek* (I. P. O.), 1966, 67-69.

WIESMANN R. R., GASSER R., GROB H., 1951. Ueber ein neuartiges, selektives aphizid mit tiefenwirkung. *Experientia*, **7**, 117-120.

ZÉLÉNY J., 1965. The effect of insecticides (fosfotion, intration, seldep) on some predators and parasites of Aphids (*Aphis craccivora* KOCH., *Aphis fabae* SCOP.). *Rozp. Ceskosl. Akad. Ved.*, **3**, 3-73.

ZÉLÉNY J., 1966. The effect of four organophosphorous insecticides on Coccinellids and Chrysopids. *Ecology of Aphidophagous Insects, Proc. Symp. Liblice*, 1965, 337-340.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (2), 169-185.

LES ENNEMIS NATURELS DE LA MOUCHE DE LA BETTERAVE OBSERVÉS EN FRANCE DE 1949 A 1963 (*PEGOMYIA BETAE* CURTIS, *DIPTERA MUSCIDAE*) [1]

J. MISSONNIER

avec la collaboration technique de Raymonde HOGREL et Angèle LEMARCHAND

Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie,
École nationale supérieure agronomique, I. N. R. A.,
35 - Rennes

RÉSUMÉ

Les observations poursuivies dans le Bassin parisien ont montré que les ennemis naturels de *Pegomyia betae* C. appartiennent à de nombreuses espèces et qu'il y en a à tous les stades ; leur action réelle sur les niveaux de populations paraît relativement faible, à l'exception peut-être de celle des parasites et des prédateurs des œufs. L'action du facteur thermique sur le développement et l'hibernation des principales espèces d'*Opius* et de *Biosteres* (*Braconidae*), ainsi que sur un *Phygadeuon* (*Ichneumonidae*), a été étudiée.

INTRODUCTION

Les fluctuations de population de *Pegomyia betae* CURT. ont été suivies dans le Bassin parisien, de 1949 à 1963 ; ceci a permis d'observer le développement et la régression de l'importante pullulation qui a sévi dans les régions betteravières de la moitié nord de la France, de 1954 à 1959. Il a été possible d'expliquer l'un des mécanismes de régulation des populations de Pégomyie (MISSONNIER et SIMON, 1964) et de montrer la très grande importance des conditions climatiques régnant au moment où la deuxième génération de la Mouche doit se développer. Le rôle des ennemis naturels est apparu comme moins important ; nous présentons ici les résultats des observations effectuées dans les conditions des cultures et ceux obtenus à l'occasion

[1] Ce texte a fait l'objet d'une communication présentée lors du 34e Congrès d'hiver de l'Institut International de Recherches Betteravières, les 18 et 19 février 1971, à Bruxelles (Belgique).

des recherches portant sur le déterminisme de la diapause de *P. betae* ; de plus, quelques indications intéressant *P. hyoscyami* sont fournies.

I. — LES ENNEMIS NATURELS DE *P. BETAE* ET DE *P. HYOSCYAMI* DANS LES CONDITIONS NATURELLES

Ces deux espèces ont été confondues pendant très longtemps, de sorte que la plupart des publications faites en Europe sur *P. hyoscyami* concernent en fait *P. betae*, ainsi que cela a été montré par différents auteurs (d'AGUILAR et MISSONNIER, 1957 et 1962 ; SKUHRAVÝ, 1967).

L'inventaire le plus complet des ennemis de la Mouche de la Betterave a été établi par BREMER et KAUFMANN (1929), puis par GERSDORF (1961). Il comprend de très nombreux invertébrés parasites et prédateurs (plus de quarante espèces citées), des vertébrés (oiseaux, insectivores) et aussi des maladies.

En France, nous avons pu observer les ennemis suivants sur *P. betae* (*P. b.*) et à l'occasion, sur *P. hyoscyami* (*P. h.*) :

— *Ennemis des œufs :*

Acariens	*Allothrombidium fuliginosum* HERM. (*P. b.*),
Anthocoridés	*Anthocoris* sp. (*P. b.*),
Névroptères	Sp. (*P. b.*),
Trichogrammatidés ..	*Trichogramma* sp. (*P. b.* et *P. h.*).

— *Ennemis des larves et des pupes* [1] *:*

Braconidés	*Biosteres carbonarius* NEES (*P. b.* et *P. h.*),
	Biosteres spinaciae THS. (*P. b.* et *P. h.*),
	Biosteres wesmaeli HAL. (*P. b.* et *P. h.*),
	Opius fulvicollis THS. (*P. b.*),
	Opius nitidulator NEES (*P. b.* et *P. h.*),
	Opius ruficeps WESM. (*P. b.* et *P. h.*),
Cynipidés	*Eucoila anomala* KF. (*P. b.*),
Ichneumonidés	*Phygadeuon pegomyiae* HAB. (*P. b.*),
Ptéromalidés	*Cyrtogaster vulgaris* WEK. (*P. h.*).

— *Ennemis des adultes :*

Entomophthorales ..	*Entomophthora* sp.

1. — *Importance relative des ennemis des œufs*

a) *Trichogramma.*

La plupart des auteurs qui ont étudié *P. betae* ont signalé ce parasite qu'ils identifient à *T. evanescens*. Ils indiquent des taux de parasitisme assez élevés, au cours de l'été seulement : 50 p. 100 au 20 août 1924 d'après KEMNER (1925), 20 à

[1] Les Hyménoptères cités ici ont été déterminés par M. Charles GRANGER que nous tenons à remercier pour son aide efficace et son amabilité.

30 p. 100 sur la 2e génération de Mouches d'après BREMER et KAUFMANN, DUNNING, etc. ; 9 à 61 p. 100 selon les générations d'après BEREZKINA et MATVEEVA (1968) qui attribuent à cet insecte un rôle essentiel dans la limitation des populations de Pégomyie.

Les œufs parasités par *Trichogramma* sp. sont très faciles à reconnaître puisqu'ils deviennent bleuâtres et se frippent ; ils se décollent très aisément de la feuille. L'importance de cet ennemi a été extrêmement variable au cours des pullulations obser-

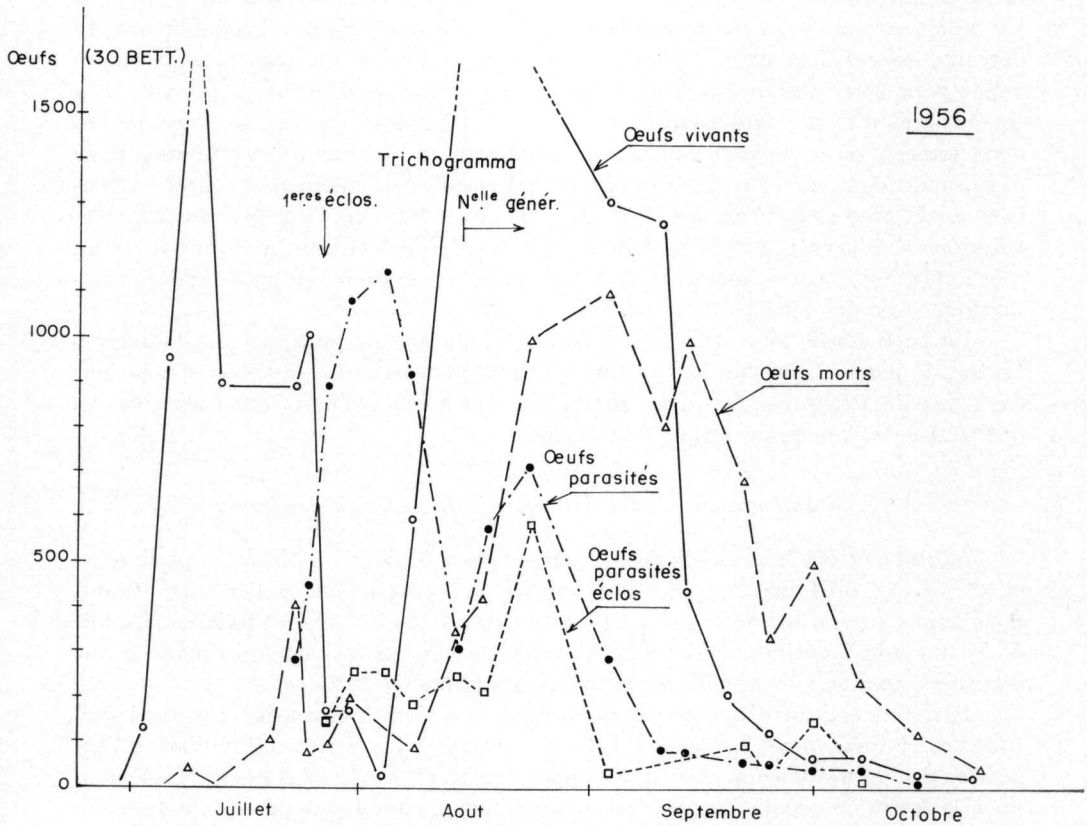

FIG. 1. — *Action des parasites et des prédateurs d'œufs de* Pegomyia betae, *au cours de l'été 1956, à Versailles*

Les œufs morts ont été détruits par des prédateurs divers, notamment par des *Allothrombidium* ; les œufs parasités, l'ont été par *Trichogramma* sp. Les dénombrements ont été effectués sur 30 betteraves choisies au hasard lors de chaque relevé.

vées en France : il ne paraît pas avoir joué un rôle appréciable, bien que sa présence ait été fréquemment constatée après le début du mois de juillet. Cependant, il a eu une forte action au cours de l'année 1956, dans la région de Versailles (fig. 1) ; les œufs de la deuxième et de la troisième génération de Pégomyie ont été parasités dans des proportions respectivement voisines de 75 et 25 p. 100, par deux générations successives de *Trichogramma*.

b) *Prédateurs d'œufs.*

BREMER et KAUFMANN signalent la présence de prédateurs d'œufs : Acariens, Thrips, Chrysopes, Coccinelles, Punaises, mais ils n'en indiquent pas l'importance relative, pas plus que DUNNING, SKUHRAVÝ ou GERSDORF.

Dans les cultures de betteraves du Bassin parisien, il est fréquent de trouver des œufs de Pégomyie morts. En plus de l'action de la chaleur observée en juillet et août, il faut noter le rôle parfois très important des prédateurs dont l'intervention se reconnaît au fait que le chorion est troué ou déchiré. C'est ainsi qu'en 1956, à Versailles, plus de 50 p. 100 des œufs de la troisième génération de Pégomyie ont été détruits, essentiellement par *Allothrombidium fuliginosum*. En 1957, il en a été de même pour 90 p. 100 des œufs de la première génération et des œufs présents à la fin du mois d'août. Dans toutes les régions betteravières visitées au cours de ces deux années, on a souvent constaté une importante destruction des pontes, dans des proportions cependant plus faibles qu'à Versailles. Il convient d'attirer l'attention sur la précocité éventuelle de l'action de ces prédateurs dont certains, semble-t-il, doivent hiverner sur place, dans le sol : le précédent cultural pourrait jouer un rôle important, surtout quand il n'est pas l'objet de traitements insecticides systématiques (cas des céréales).

En 1956, année au cours de laquelle les pullulations de pucerons ont été importantes, de jeunes larves de Névroptères ont été observées alors qu'elles mangeaient des œufs de Pégomyie. Les très nombreux *Anthocoris* présents dans les cultures ont peut-être exercé une action, non vérifiée.

2. — *Importance relative des ennemis des larves et des pupes*

BREMER et KAUFMANN signalent l'action possible de divers insectes prédateurs et d'oiseaux, d'Etourneaux (*Sturnus vulgaris* L.) en particulier. Personnellement, nous avons aussi constaté la destruction de larves dans les galeries foliaires, du fait d'oiseaux non identifiés. Mais nous n'avons pas d'observations concernant le rôle d'autres prédateurs éventuels des larves et des pupes de *P. betae*.

Par contre, nous disposons de données sur l'action des parasites ; ceux-ci sont tous des Hyménoptères qui pondent dans les larves à l'intérieur des feuilles, à l'exception de *Phygadeuon* qui cherche les pupes sous terre. Les œufs éclosent rapidement mais la larve du premier stade, qui est libre dans la cavité générale de l'hôte, ne se développe pas avant la formation du puparium. Les pupes contenant des parasites se reconnaissent assez facilement : de couleur noirâtre, elles ont des dimensions inférieures à celles des pupes saines, sauf, évidemment, dans le cas de *Phygadeuon*.

a) *Taux de parasitisme global.*

Les principales données obtenues sont regroupées mois par mois dans le tableau ci-joint. Il est à préciser que, pendant la saison de végétation, les taux de parasitisme sont presque tous établis à partir de récoltes de larves faites dans les champs : ils ne tiennent pas compte de l'action possible de *Phygadeuon*, sauf exception. Par contre, les lots de pupes recueillies en automne dans les sucreries, dans les bassins de décantation des eaux de lavage des betteraves, permettent de connaître le taux global de parasitisme des pupes hivernantes, y compris celui dû à *Phygadeuon*.

Les taux de parasitisme larvaire et nymphal ont toujours été très faibles en ce qui concerne *P. betae*. Les plus élevés ont été notés au cours des années 1951, 1952 et 1953, alors que les populations de Pégomyie étaient très peu nombreuses. Au cours des années de pullulation, l'action de ces parasites a donc été négligeable sauf peut-être au cours des automnes 1955 et 1958. En 1956, 57 et 60, les taux de parasitisme n'ont jamais dépassé 1 p. 100, même dans les lots de pupes hivernantes récoltées dans les sucreries. Il est parfois noté une forte augmentation du nombre des parasites à la fin d'une génération, mais cela n'intéresse finalement qu'une très faible proportion de Pégomyies.

Les valeurs maximales que nous avons observées paraissent inférieures à celles souvent signalées dans les autres pays. DUNNING cite des taux de 45 à 90 p. 100 pour les pupes trouvées dans les sucreries, de 30 à 80 p. 100 pour les générations estivales ; KAUFMANN (1937) parle de 22 à 68 p. 100, GERSDORF (1960 et 1965) de 16 à 93 p. 100. En définitive, on possède peu de données concernant des périodes d'observation prolongées sauf de la part de GERSDORF pour l'Allemagne.

Les taux de parasitisme larvaire que nous avons notés sur *P. hyoscyami* ont été assez variables. Ils ont dépassé 35 p. 100 au cours des étés 1954 et 1955 ; ce sont les plus fortes valeurs observées ; elles sont inférieures à la réalité, l'action éventuelle de *Phygadeuon* n'ayant pas été prise en compte puisque la pupaison a été obtenue après récolte des larves. Ces proportions élevées peuvent s'expliquer par le fait que les foyers de *P. hyoscyami* observés dans la région parisienne et à Rennes, sont très localisés, réduits, situés dans des biotopes fermés.

b) *Importance relative des différentes espèces.*

Toutes les récoltes d'automne font apparaître une très forte prédominance de *Ph. pegomyiae*, ce qui a aussi été observé dans d'autres pays : Angleterre (DUNNING), Allemagne (BREMER et KAUFMANN, GERSDORF), Tchécoslovaquie (SKUHRAVÝ). D'après ces auteurs qui ont effectué des prélèvements de pupes dans le sol, il en est ainsi pour toutes les générations. *Phygadeuon* représente 60 à 100 p. 100 des parasites totaux en Poméranie, de 40 à 100 p. 100 dans le Schlœsing, etc. Par contre, dans la région russe de Gorki, les *Opius* sont les plus nombreux (BEREZKINA et MATVEEVA, 1968) ; il en a été de même en 1958 et 1959 en Pologne (MICZULSKI et PAWELSKA).

Parmi les autres espèces, *E. anomala* et *B. spinaciae* ont nettement dominé dans la région parisienne, suivis d'assez loin par *Op. nitidulator*. Par contre, en Normandie, c'est *B. wesmaeli* qui a été de beaucoup le plus fréquent, devant *B. carbonarius*. Les autres espèces n'ont été trouvées que très exceptionnellement. D'une année à l'autre, on a également noté des variations importantes. *Eucoila* a dominé dans la région parisienne et *Op. nitidulator* a été relativement commun au cours des années de faible pullulation (1951, 1952 et 1953) mais ils ont été rares ultérieurement. *B. wesmaeli* a été beaucoup plus commun en Normandie en 1954 et en 1958 qu'en 1955.

En Basse-Saxe, GERSDORF (1960, 1965) signale la prédominance d'*Op. nitidulator*, de *B. spinaciae* et de *Phygadeuon*, et la relative fréquence d'*Op. fulvicollis* ; d'une année à l'autre, l'espèce la plus commune varie. Pour BREMER et KAUFMANN, *Op. fulvicollis* et *Phygadeuon* sont les deux parasites les plus importants, suivis par *B. spinaciae*, *Op. bremeri* et *Op. nitidulator* en Poméranie et dans le Schlœsing. En

TABL

Parasites de Pegomyia betae CURTIS *et de*

Dates (2)	Localités (3)	Parasitisme %	*Phyg.*
1951 : Octobre	Versailles	28,0 (1 000)	
1952 Juin	Versailles	9,0 (550)	
1952 Septembre	Versailles	22,0 (1 170)	
1952 Octobre	Versailles	16,2 (1 000)	
1953 : Juin	Versailles	40,0 (185)	
1954 Juin-Juillet	Normandie	4,9 (4 060)	
1954 Août	Normandie	2,1 (835)	
1954 Septembre	Normandie	2,4 (2 400)	
Juin-Juillet	Versailles H*	37 (352)	
1955 Juin	Normandie	0,8 (705)	
Juin	Normandie T	20,4 (44)	7
Août	Normandie	15,3 (600)	
Août	Normandie T	13,6 (66)	2
Septembre	Normandie	4,0 (350)	
Septembre	Normandie T	4,3 (465)	7
Octobre	Normandie T	8,2 (593)	37
Juin-Juillet	Versailles	4,4 (633)	
Juin-Juillet	Versailles H*	7,3 (1 136)	
Août	Versailles	5,4 (1 034)	
Août	Versailles H*	35,7 (179)	
Septembre	Versailles	7,7 (1 420)	
Octobre	Versailles	3,2 (590)	
Octobre	Versailles T	16,6 (475)	65
1958 Juin	Rennes H*	5,0 (657)	
1958 Août-Septembre	Rennes H*	5,8 (528)	
1958 Septembre	Vexin	0,5 (6 000)	
1958 Septembre	Caen	3,1 (2 000)	
1958 Octobre	Caen T	25,6 (5 661)	984
Octobre	Paris T	6,1 (7 687)	409
1959 Mai	Rennes H*	4,0 (397)	
1959 Juillet	Rennes H*	5,2 (379*)	

(1) *Phyg.* = *Phygadeuon pegomyiae* HAB. *B. sp.* = *B. spinaciae* TH.
B. c. = *Biosteres carbonarius* NEES. *B. w.* = *B. wesmaeli* HAL.

(2) Les années 1951, 52 et 53 ont été des années de très faible pullulation. En 1956, 57, et 60, années de fortes
(3) H* = *Pegomyia hyoscyami* — T = pupes récoltées en terre ou dans des sucreries.
(4) Le nombre total des pupes observées est indiqué entre parenthèses.

EAU I

P. hyoscyami PZ. *observés en France* (1)

B. c.	*B. sp.*	*B. w.*	*Op. f.*	*Op. n.*	*Op. r.*	*Euc.*	*C. v.*
	86			7		187	
	76			49		120	
	28			6		128	
	30			37		7	
19	8	145		24			
3		10	3	2			
36		23					
	110*			14*	1*		4*
		6					
		1					
41	1	45	1	3	1		
6			1				
5	1	4		4			
5	2	6					
6		4		2			
	26					1	
1*	58*	6*		5*			15*
	53	2		1			
	59*	1*		2*			2*
	100			3	1	4	
	19						
	14						
15*	11*	1*		3*			2*
1*		14*		1*	15*		1*
10	10	4		8		1	
6	3	46		1	3	3	
59	7	377		6	2	17	
1	11	14		3	1	33	
9*	7*						
2*	2*	13**		1*	2*		

Op. f. = *Opius fuvicollis* THS
Op. n. = *O. nitidulator* NEES
Op. r. = *O. ruficeps* WESM.
Euc. = *Eucoila anomala* KF.
C. v. = *Cyrtogaster vulgaris* WEK.

pullulations, les taux de parasitisme ont été partout inférieurs à 1 p. 100.

Tchécoslovaquie, *Op. nitidulator* a dominé de 1962 à 1964 (SKUHRAVÝ, com. pers.), de même que dans les pays Baltes où il est associé à *B. wesmali* (STRAZDINA, 1966). En Angleterre, CAMERON (1914) indique qu'*Op. nitidulator* est le plus commun, alors que DUNNING donne *B. carbonarius*, suivi par *Op. nitidulator* puis par *B. pegomyiae*, *B. wesmaeli*. En Belgique, les parasites les plus actifs cités par MAYNE sont *Op. nitidulator*, *Op. fulvicollis*, *B. spinaciae* et *Phygadeuon* ; il en est à peu près de même en Hollande (HILLE RIS LAMBERS, 1932).

En ce qui concerne *P. hyoscyami*, cinq des parasites trouvés sur *P. betae* ont été obtenus en France. Il s'agit de *B. carbonarius*, *B. spinaciae*, *B. wesmaeli*, *Op. nitidulator* et *Op. ruficeps*. Par contre, on n'a pas observé d'*E. anomala* et de *Ph. pegomyiae* mais il n'y a pas lieu de s'en étonner : *Eucoila* a été très rare en 1954 et 1955 sur *P. betae*, et les récoltes de pupes de *P. hyoscyami* dans le sol ont été fort peu nombreuses. *B. spinaciae* a dominé à Versailles, comme sur *P. betae*, alors qu'à Rennes, il n'y a pas eu de prédominance marquée d'une espèce parasite sur une autre.

Le Chalcidien Ptéromalidé *Cyrtogaster vulgaris* a été exclusivement obtenu à partir de pupes de *P. hyoscyami* formées à l'intérieur des galeries foliaires dans les conditions naturelles. Ce fait expliquerait qu'il n'ait jamais été observé sur *P. betae* dont la nymphose a toujours lieu dans le sol. *C. vulgaris* semble être un hyperparasite des larves de *Biosteres* et peut être aussi d'*Opius*.

3. — *Ennemis des adultes*

Le seul fait important que nous ayons observé est le développement d'épizooties à entomophthorales en fin de saison, en septembre et surtout en octobre. Mais leur action n'a eu que peu d'efficacité réelle : en effet, chaque fois que nous les avons notées, elles n'intéressaient que des populations d'adultes formées très tardivement : leur descendance n'aurait pas eu la possibilité de se développer et de survivre. Aucun auteur ne donne d'indications sur les taux de destruction des adultes par des ennemis ou des maladies. BREMER et KAUFMANN citent seulement l'action possible d'un Diptère Anthomyide, *Coenosia tigrina*, présent dans les champs de betteraves, et d'oiseaux.

Ce qu'il faut souligner, à la fin de cette première partie, c'est la faiblesse relative de l'action des parasites et des prédateurs, sauf exceptions. C'est aussi le nombre assez élevé des ennemis et la grande variabilité de la fréquence absolue et relative des espèces les plus communes, d'une région à l'autre, d'une année à l'autre.

II. — ACTION DE LA TEMPÉRATURE SUR LES PARASITES DE LA LARVE ET DE LA NYMPHE

Les taux habituellement très faibles du parasitisme pendant les périodes de pullulation n'ont pas permis de préciser les cycles biologiques des différentes espèces. Par contre, on a recueilli des données sur l'action de la température, à l'occasion des expériences faites pour étudier le déterminisme du développement nymphal de *P. betae* (MISSONNIER, 1963).

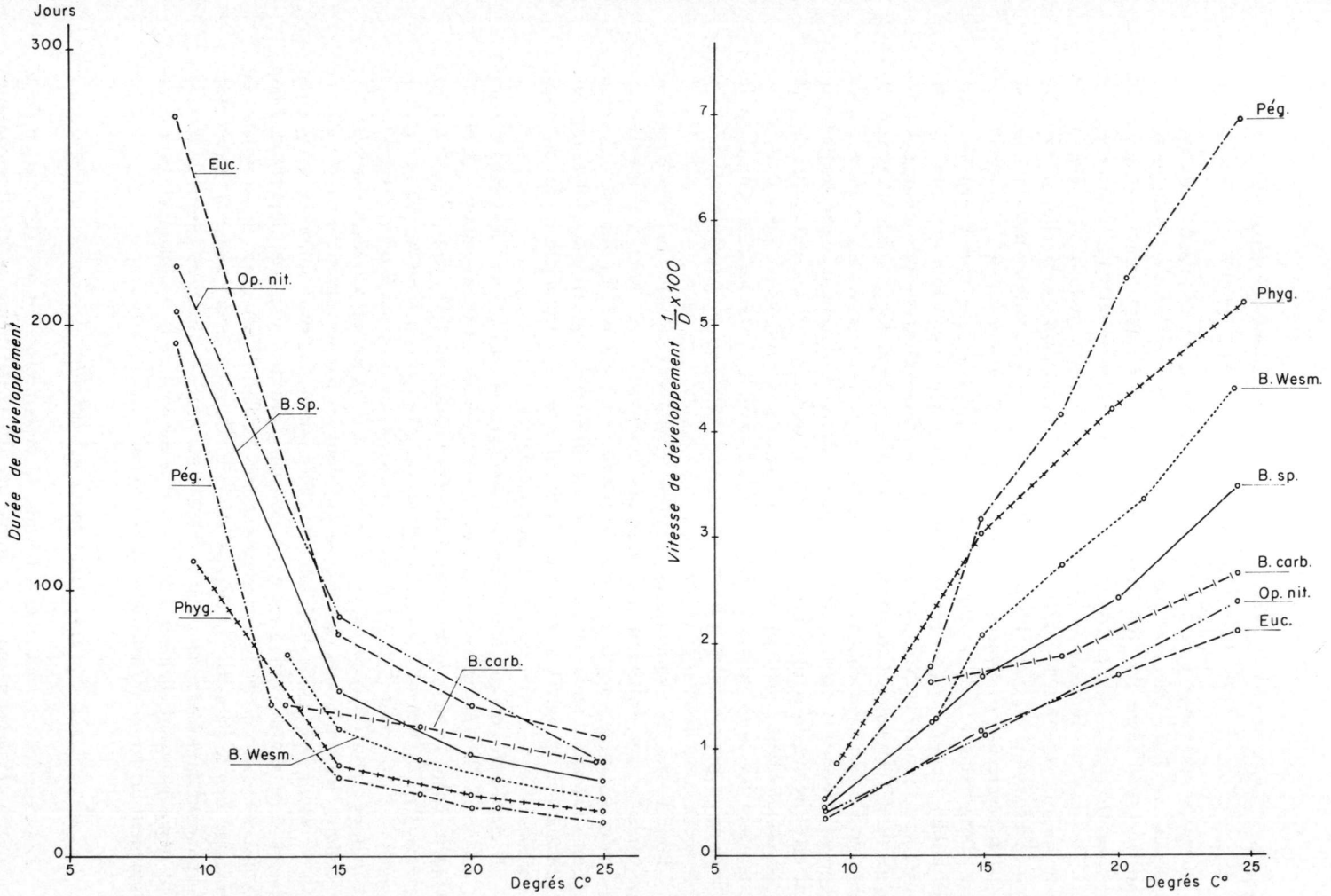

FIG. 2. — *Action de différentes températures constantes sur la durée et la vitesse de développement des pupes de* Pegomyia betae *et de ses principaux parasites*

B. carb. = *Biosteres carbonarius* NEES. *Euc.* = *Eucoila anomala* KF. *Peg.* = *Pegomyia betae* CURT.
B. sp. = *B. spinaciae* THS. *Op. nit.* = *Opius nitidulator* NEES. *Phyg.* = *Phygadeuon pegomyiae* HAB.
B. Wesm. = *B. Wesmaeli* HAL.

1. — *Influence des températures constantes sur les durées de développement des parasites larvaires et nymphaux de* P. betae

Trois séries d'expériences ont été réalisées. Deux ont débuté à la fin du mois de novembre, l'une avec des pupes de Pégomyie formées au début du mois d'octobre 1956 et l'autre avec des pupes d'âge inconnu, récoltées dans une sucrerie en 1958. La troisième, faite en juin 1956, a fourni les données relatives à *B. wesmaeli* et à *B. carbonarius*. En dépit de cette disparité d'origines, l'ensemble des résultats est regroupé sur la figure 2 : les durées de développement obtenues sont celles des nymphes pour la Pégyomie et, bien entendu, celle des larves et des nymphes pour les parasites.

Ph. pegomyiae, *B. spinaciae*, *Op. nitidulator* et *E. anomala* peuvent se développer dans l'intervalle de température 9,5°-25°, bien qu'à 9,5° les taux de sorties soient très faibles : pour *Phygadeuon* par exemple, on n'a obtenu que 17 p. 100 d'adultes contre 57 p. 100 à 15°, 88 à 20° et 55 à 25°. Les températures seuils minimales théoriques de développement de ces insectes paraissent donc assez voisines de 6° et de celles de *P. betae*. Par contre, aucune sortie de *B. wesmaeli* n'a été observée à 9,5° ; d'après l'orientation de la courbe de vitesse de développement, cette température doit être proche du seuil minimal ; il est à noter qu'à 13°, un seul adulte de cette espèce a été obtenu contre 19 à 18°, 17 à 21° et 23 à 25°. Il n'est pas possible d'estimer la température seuil minimale de développement de *B. carbonarius*, en raison des conditions expérimentales utilisées et du très faible nombre d'observations : une seule sortie a eu lieu à 13°.

Pour toutes les températures étudiées, les durées moyennes de développement des parasites sont supérieures à celles des nymphes de *P. betae*, à l'exception de *Phygadeuon*, au-dessous de 15°. *B. carbonarius* semble avoir des durées de développement qui varient moins en fonction de la température que celles des autres espèces. *E. anomala* et *Op. nitidulator* sont les deux parasites qui demandent le plus de temps, *B. wesmaeli* et *B. spinaciae* étant intermédiaires.

Il est à noter qu'aux températures moyennes, les écarts entre les délais moyens de sortie de *P. betae* et de ses parasites sont relativement importants. A 20°, ils s'étagent entre 18 et 57 jours avec la succession suivante : *P. betae* (18 j), *Ph. pegomyiae* (23 j), *B. wesmaeli* (29 j), *B. spinaciae* (37 j), *B. carbonarius* (50 j), *Op. nitidulator* et *E. anomala* (55 à 57 j). Cette succession correspond à peu près à celle qui est indiquée pour *Phygadeuon*, *Op. nitidulator* et *B. spinaciae* par KAUFMANN (1937) ; cependant, les courbes de développement données par cet auteur pour *P. betae* et *Ph. pegomyiae* sont assez différentes de celles que nous avons obtenues, à 15° et en dessous : les écarts entre les sorties des deux insectes sont très importants pour KAUFMANN alors qu'ils nous paraissent très faibles. Il est donc assez curieux de constater que le parasite qui dépose ses œufs dans les pupes apparaît avant ceux qui pondent dans les larves. A titre d'indication, à 18° environ, les pontes de *P. betae* sont déposées essentiellement entre le 8e et le 20e jour de la vie imaginale et le développement larvaire dure une douzaine de jours.

2. — *Hibernation des parasites*

Les expériences consacrées à l'étude du déterminisme et de l'élimination de la diapause de *P. betae* ne nous ont donné que des renseignements très fragmentaires

sur le mode d'hibernation des Hyménoptères Braconidés et Ichneumonidés en raison de la faiblesse des taux de parasitisme rencontrés.

Les dissections de pupes effectuées pendant l'automne et l'hiver, jusqu'à la mi-mars, ne mettent en évidence que des larves d'Hyménoptères dont le développement est achevé mais qui n'ont pas encore rejeté leur méconium.

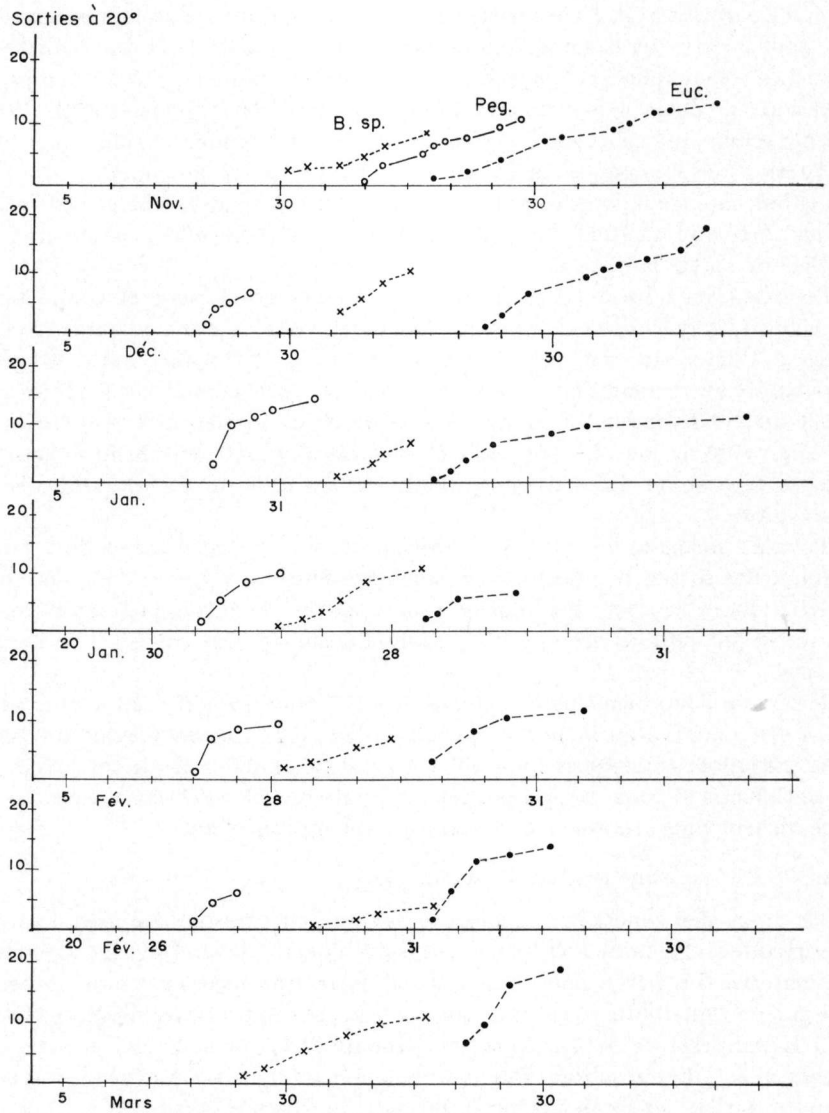

FIG. 3. — *Évolution des potentialités de développement des pupes de* Pegomyia betae, *de* Biosteres spinaciae *et d'*Eucoila anomala *durant l'hiver*

Des lots de 50 pupes de *P. betae* formées entre le 19 et 22 octobre 1951 sont restés soumis aux conditions extérieures puis placés à 18-20° à différentes dates, origines de l'axe des abscisses.

a) *Cas d'*Op. nitidulator, *de* B. spinaciae *et d'*E. anomala.

Des pupes formées les 23 et 24 septembre 1952 ont été soumises dès leur formation aux températures de 2, 8 et 14°. Des lots d'insectes ont été prélevés au bout de 10, 20, 30, 38 et 45 jours et placés au laboratoire, à 18° environ.

Dans le lot témoin, soumis directement à 18° et dans les lots qui ont été ramenés à cette température après 10 et 20 jours d'exposition au froid, les sorties de *B. spinaciae*, *d'E. anomala* et d'*Op. nitidulator* se sont produites à peu près aux mêmes dates, soit à partir de la fin novembre pour le 1er et du 20 décembre pour les deux autres. Les séjours plus prolongés à 2, 8 et 14° ont entraîné un recul à peu près correspondant des dates de sorties en laboratoire. Celles de *P. betae* se sont effectuées en même temps que celles de *B. spinaciae*, dans le lot témoin et dans ceux qui ont subi l'action des températures basses pendant 10, 20 et 30 jours.

Ces faits montrent que si les parasites cités ont une diapause, celle-ci est très légère ; un séjour très bref au froid, d'une durée inférieure à 30 j., suffit à l'éliminer, à rendre les délais de sortie normaux.

Les résultats d'un autre essai effectué en 1951 confirment et complètent ces faits pour *B. spinaciae* et *E. anomala*. Des pupes formées entre le 19 et le 22 octobre, laissées à l'extérieur, ont été placées à 18-20°, à différentes dates étagées du 1er novembre au 1er mars (fig. 3). La diapause de *P. betae* peut être considérée comme achevée au 1er décembre ; à partir de cette date, les adultes sont toujours apparus entre le 20e et le 30e jour. Les sorties de *B. spinaciae* ont toutes eu lieu du 30e au 45e jour passés au laboratoire. Elles se sont produites avant celles de *P. betae*, dans le lot du 1er novembre.

Pour *E. anomala*, les lots du 1er novembre, du 1er décembre et du 1er janvier ont donné des sorties régulièrement échelonnées entre le 45e et le 80e jour, environ. A partir du 15 janvier, les adultes sont apparus de façon plus groupée, entre le 45e et le 55e jour environ ; seuls 5 individus sur 45 sont sortis entre les 60e et 65e jours.

Il semble donc bien que la diapause de *B. spinaciae*, s'il y en a une, soit très légère ; elle s'achève en moins de 40 jours. Celle d'*E. anomala* serait un peu plus longue à éliminer totalement mais elle est aussi très faible : dès le 1er novembre, les sorties s'effectuent dans des proportions normales et elles débutent dans des délais qui ne varient plus ; seul leur étalement est encore important.

b) *Cas* de Ph. pegomyiae *et* de B. wesmaeli.

En 1958, des expériences analogues aux précédentes ont été réalisées avec des pupes récoltées dans des sucreries à la fin du mois de novembre : il s'agissait donc d'un matériel très hétérogène et de date de formation inconnue, sans doute postérieure au 1er septembre. Les pupes ont été soumises soit aux conditions extérieures, soit à la température de 4° dès le 1er décembre. Chaque semaine, des lots ont été ramenés à 20°. Les résultats obtenus ont été regroupés pour chacun des mois de décembre, janvier et février et par quinzaine, en mars et avril.

La grande similitude de toutes les courbes de sorties (fig. 4) montre que dès le mois de décembre, *Ph. pegomyiae* et *B. wesmaeli* sont aptes à achever leur développement en conditions favorables. Leur diapause, s'il y en a une, paraît donc aussi achevée au 1er décembre, comme précédemment. Dans les conditions extérieures,

le développement semble reprendre en mars puisqu'on observe un léger déplacement progressif des courbes de sorties des adultes.

En conclusion, la diapause de *P. betae* et celle de ses principaux parasites est achevée dès le début du mois de décembre dans les conditions naturelles. Le développement de tous ces insectes peut reprendre dès que les conditions extérieures deviennent favorables.

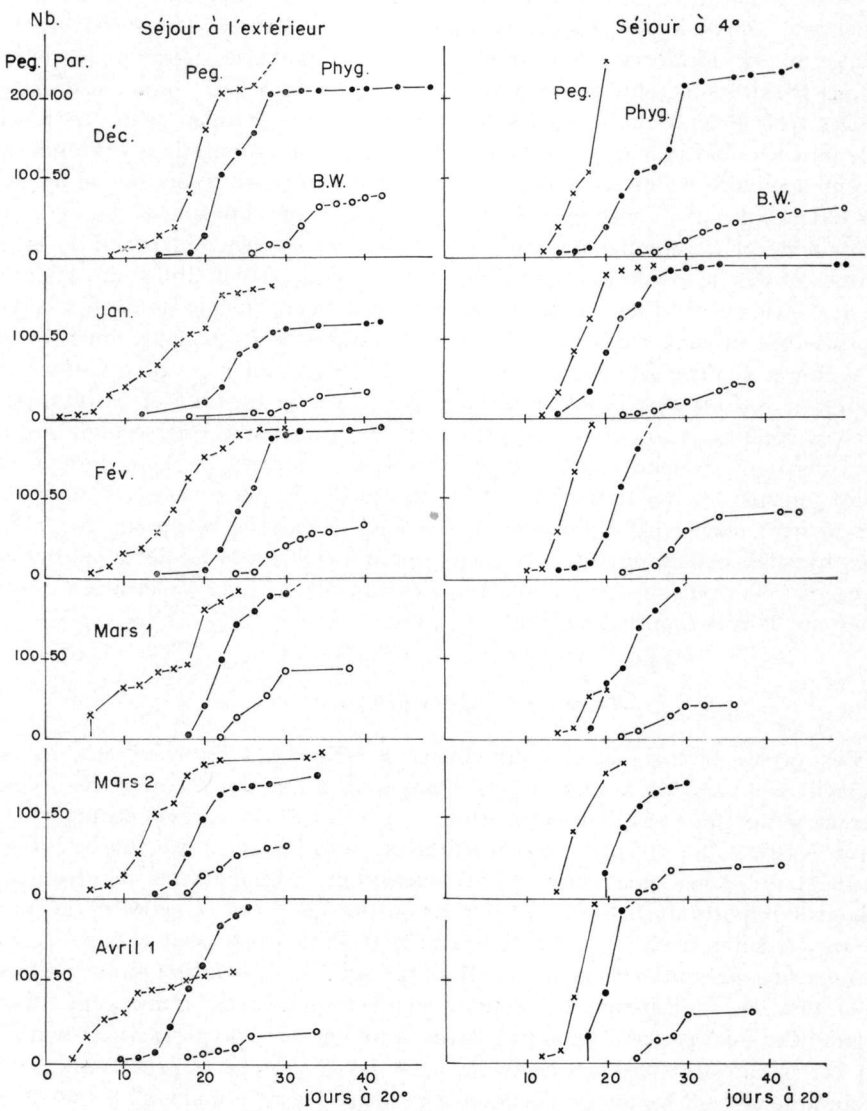

FIG. 4. — *Évolution des potentialités de développement des pupes de* Pegomyia betae, *de* Biosteres wesmaeli *et de* Phygadeuon pegomyiae *durant l'hiver et à 4°*

Des lots de pupes de *P. betae* récoltées dans une sucrerie en novembre 1958 ont été laissés dans les conditions naturelles ou bien placés à 4°. Ils ont été soumis à la température de 20°, à des dates différentes espacées d'une semaine : les courbes de sorties ont été construites en regroupant les différents lots par mois (décembre, janvier et février) ou par quinzaine (mars et avril).

III. — CONCLUSION-DISCUSSION

Les observations faites en France de 1949 à 1960 montrent que l'action globale des ennemis naturels sur les populations de *P. betae* a été assez faible dans son ensemble, à l'encontre de ce qu'ont observé les auteurs allemands dans leur pays (GERSDORF, 1965) ; seules, les destructions de pontes par des *Trichogramma* et des prédateurs ont localement été importantes. L'importance relative des ennemis naturels parmi les facteurs de fluctuations des populations de *P. betae* est discuté ici.

Des trois générations annuelles de *P. betae*, seule la première peut être nuisible. Or, le potentiel biotique de cette espèce étant faible, les populations printanières ne peuvent atteindre un niveau suffisant pour commettre des dégâts que si les conditions climatiques de l'année précédente ont permis le développement des deux générations d'été et d'automne. La chaleur et la sécheresse peuvent entraîner la mort des œufs et des larves de la génération estivale ; dans ces conditions, les Pégomyies sont très peu nombreuses en automne et il n'y a aucun risque de dégâts au cours du printemps suivant. Le facteur clé des pullulations de *P. betae* est donc constitué par le climat de l'été, lequel est habituellement défavorable ; ces observations (MISSONNIER et SIMON, 1964) sont confirmées par celles de BREMER et STAPEL (1959). Dans ces conditions, on conçoit que le rôle du parasitisme soit secondaire ; mais il est cependant étonnant qu'il n'ait pas pris de l'importance au cours de la décennie étudiée puisque les populations de Pégomyie du Bassin parisien se sont maintenues à des niveaux élevés. En Allemagne, il n'en a pas été ainsi (GERSDORF, 1965). Différentes hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer la faible action des entomophages : elles portent sur l'adaptation des ennemis à leur hôte et aux conditions locales, sur le rôle éventuel des pesticides, etc.

Adaptation des parasites à leur hôte

Les cycles biologiques des principaux parasites des larves et des nymphes paraissent comparables à ceux de la Pégomyie, bien que nos données très fragmentaires ne permettent pas d'en être certain ; en tout cas, les auteurs étrangers (BREMER et KAUFMANN, DUNNING, etc.) l'affirment. Mais l'examen des courbes de développement que nous avons obtenues en fonction de la température montre que des délais très importants peuvent séparer les sorties de l'hôte et celles de la plupart de leurs parasites larvaires. Ceux-ci ne trouvent alors qu'un petit nombre de Pégomyies encore présentes dans les feuilles (p. 177). L'observation montre d'ailleurs que le taux de parasitisme n'augmente souvent qu'à la fin d'une génération de Pégomie. Ces faits peuvent expliquer la prédominance de *Ph. pegomyiae* : non seulement cet insecte sort très peu de temps après les adultes de *P. betae* mais, de plus, il attaque seulement les pupes dans le sol ; sa longévité est grande (50 p. 100 de mortalité au bout de deux mois à 18°) et il peut pondre 48 h après sa sortie. Ces remarques concordent avec celles de KAUFMANN (1937) qui montre par exemple qu'*Op. fulvicollis* a d'autant plus de chances de rencontrer des hôtes que les températures sont plus élevées, sa durée de développement étant alors voisine de celle de *P. betae*.

Il se pourrait aussi que la ponte des parasites doive s'effectuer à un stade précis de développement de l'hôte ; d'après les auteurs étrangers, il s'agirait seulement du 3e stade larvaire pour les Braconides. Or, il est très fréquent d'observer des phénomènes d'enkystement lors de la dissection des larves de *P. betae* en fin de développement : des œufs et des larves néonates d'Hyménoptères sont entourés d'une capsule brune et dure qui entraîne toujours leur mort. Ces phénomènes n'ont pas pu être expliqués mais en raison de leur fréquence ils peuvent contribuer à réduire fortement le taux de parasitisme.

Adaptation des parasites à la région et au climat de l'année

Nous avons constaté que les espèces prédominantes variaient mais il n'est pas possible d'expliquer ces phénomènes comme a tenté de le faire KAUFMANN. Cet auteur remarque que les pluies gênent beaucoup plus les parasites que leur hôte ; dans 18 cas sur 27 étudiés, le parasitisme a été plus fort par temps sec. Il dit aussi que l'humidité du sol défavorise *Ph. pegomyiae* par rapport aux Braconides, que les températures élevées avantagent *B. spinaciae* et non *Phygadeuon*, etc. Il a établi une relation entre l'importance des précipitations observées de juin à septembre et la fréquence des espèces suivantes : *Op. nitidulator* serait favorisé par des températures élevées et de fortes pluies (360 mm en été) alors qu'*Op. bremeri* le serait par des températures élevées et de faibles pluies. *B. spinaciae* et *Op. fulvicollis* seraient plus fréquents pour des chutes de pluies moyennes (260 à 295 mm) et *Phygadeuon* par des temps secs (240 au plus). Nos données sont beaucoup trop fragmentaires pour pouvoir étayer ou infirmer les conclusions de KAUFMANN.

Influence des traitements insecticides

Il est permis de se demander si la fréquence des pullulations de Pégomyie constatées depuis 1954 ne serait pas partiellement due à la destruction des auxiliaires par les traitements pesticides, les facteurs climatiques ayant été par ailleurs souvent favorables à la Mouche de la Betterave. GERSDORF (1965) affirme que la lutte chimique actuellement pratiquée dans les cultures betteravières de son pays n'a pas d'influence sur les taux de parasitisme. Pour la France, nous n'avons aucune donnée qui permette d'appuyer ou d'infirmer les observations de GERSDORF. Cependant, en application des remarques faites précédemment au sujet de l'action de la température et sur la concordance des cycles, il paraît souhaitable *a priori* d'éviter les traitements tardifs effectués à l'aide d'insecticides polyvalents et persistants, dirigés contre la Pégomyie et les Pucerons ; cela est facile à réaliser : on a intérêt à effectuer des traitements aphicides précoces ; de plus, les risques de pullulation de Pégomyie sont prévisibles sans difficultés et les seuils de nuisibilité sont déterminés avec une bonne exactitude. L'influence éventuelle de l'application des produits organo-halogénés dans le sol pour lutter contre le Taupin est absolument inconnue.

Les résultats des observations faites dans la région parisienne ne permettent pas actuellement d'envisager une utilisation pratique des ennemis naturels de *P. betae* : la multiplicité des espèces utiles, l'absence de prédominance d'une ou de plusieurs d'entre elles, les très fortes fluctuations des populations de Pégomyies, essentiellement déterminées par des facteurs climatiques, sont des éléments peu favo-

rables *a priori* à la mise en pratique de méthodes de lutte biologique. Une exception serait peut-être à faire pour *Trichogramma* qui s'est parfois avéré très actif en juillet et août.

La biologie et le rôle des ennemis naturels de *P. betae* sont insuffisamment connus. Il serait très intéressant de leur consacrer de nouvelles recherches, dans l'optique de l'établissement de méthodes de lutte intégrée en culture betteravière.

Reçu pour publication en février 1972.

SUMMARY

NATURAL ENEMIES OF THE MANGOLD FLY (*PEGOMYIA BETAE* CURT., *DIPTERA MUSCIDAE*)

In the main beet-growing areas of France, the mangold fly (*P. betae*) has many natural enemies. The subject under discussion deals with the parasites of eggs (*Trichogramma* sp.), larvae (*Braconidae*, genus *Opius* and *Biosteres* ; *Cynipidae*, genus *Eucoila*) and pupae (*Ichneumonidae*, genus *Phygadeuon*). Most of these parasites have been observed equally on *P. hyoscyami*, with a hyperparasite *Pteromalidae*. Further, eggs can be destroyed by badly identified predators (the lace bug *Anthocoridae*, ticks of the genus *Allothrombidium*) and adults are victims of mycoses.

The real influence of these enemies upon the populations of *P. betae* is difficult to define. Key factors in the multiplication of the mangold fly being climatic (the temperatures during the months of July and August), the predators have a relatively slight importance at first sight. However, im summer, during the phases of multiplication, we have from time to time observed very important destruction of eggs by predators and parasites ; the destruction was sufficient, it appears, to limit the risk of damage during the course of the following spring. On the other hand the assessments of larval parasitism are usually low and those of nymphal parasitism slightly higher ; they have always been insufficient to have any real action. It is notable that outside the periods of multiplication, the assessment of larval parasitism and pupal parasitism is always more significant, but this is of no practical interest.

Adult mycoses have no influence as they occur too late, in september and october.

The influence of climatic factors upon the populations of predators is not known. Attacks by the adults always take place after those of the Pegomyies which should probably result in their massive destruction at the time of insecticidal treatments carried out in the control of their host or against aphis.

ZUSAMMENFASSUNG

DIE NATÜRLICHEN FEINDE DER RÜBENFLIEGE (*PEGOMYIA BETAE* CURT., *DIPTERA MUSCIDAE*)

In den grossen Rübenanbaugebieten Frankreichs hat die Rübenfliege (*P. betae*) zahlreiche natürliche Feinde. Es handelt sich um Parasiten der Eier (*Trichogramma* sp.), der Larven (*Braconidae* der Gattungen *Opius* und *Biosteres* ; *Cynipidae* der Gattung *Eucoila*) und der Puppen (*Ichneumonidae* der Gattung *Phygadeuon*). Die Mehrzahl dieser Parasiten wurden auch auf *P. hyoscyami* mit einem Hyperparasiten *Pteromalidae* beobachtet. Ausserdem können die Eier durch unspezifische Vertilger (Wanzen, *Anthocoridae*, Milben der Gattung *Allothrombidium*) vernichtet werden. Die ausgewachsenen Rübenfliegen fallen Mykosen zum Opfer.

Die Höhe des Einflusses der Vertilger auf die *P. betae* Populationen kann nur schwer angegeben werden. Da die entscheidenden Faktoren der Vermehrung der Rübenfliege klimatischer Art sind (Temperaturen in den Monaten Juli and August), kommt den Feinden der Rübenfliege auf den ersten Blick nur eine relativ geringe Bedeutung zu. Jedoch haben wir um Sommer während

der Hauptvermehrung manchmal eine beträchtliche Vernichtung der Eier durch Parasiten und Vertilger beobachten können ; sie schien ausreichend zu sein, um die Gefahr von Schäden im nächsten Frühjahr zu verringern. Degegen ist die Quote des Larvenparasitismus gewöhnlich gering und die des Puppenparasitismus nur wenig höher ; sie rechten nie aus, um eine nennenswerte Wirkung zu erzielen. Es muss festgestellt werden, dass ausserhalb der Hauptvermehrungszeiten die Quote des Larven — und Puppenparasitismus immer viel höher ist, aber das ist ohne praktische Bedeutung.

Die Mykosen der ausgewachsenen Rübenfliege haben keine Wirkung, denn sie treten sehr spät, im September oder Oktober, auf.

Der Einfluss der Witterungsfaktoren auf das Auftreten der natürlichen Feinde ist nicht bekannt. Das Schlüpfen der Fertigen Insekten findet immer erst nach dem der Rübenfliege statt, was wahrscheinlich zu ihrer Massenvernichtung bei Insektizid-Behandlungen führt, die gegen ihren Wirt oder Blattläuse gerichtet sind.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

d'AGUILAR J., MISSONNIER J., 1957. Différences biologiques et morphologiques entre *Pegomyia betae* CURT. et P. *hyoscyami* PANZ. (*Diptera Muscidae*). *Bull. Soc. Ent. France*, **62**, 124-131.

d'AGUILAR J., MISSONNIER J., 1962. Étude morphologique et biologique comparée de deux *Pegomyia* vivant sur la Betterave : *P. betae* CURT. et *P. hyoscyami* PANZ. (*Dipt. Muscidae*). *Ann. I. N. R. A., Série Épiphyties.*, **13**, 95-116.

BEREZKINA M. M., MATVEEVA M. F., 1968. Les parasites de la Mouche de la Betterave (en russe). *Zasch. Rast.*, **1**, 44.

BREMER H., KAUFMANN O., 1929. Die natürlichen Feinde der Rübenfliege. *Arb. Biol. Reichsanst.*, **16**, 529-555.

BREMER H., STAPEL Ch., 1959. Zur Temperaturabhängigkeit der Rübenfliegen-Epidemien. *Z. Pflanzenkrank.*, **66**, 636-640.

CAMERON A. E., 1914. A contribution to a knowledge of the Belladonna leafminer, *Pegomyia hyoscyami* PZ., its life-history and biology. *Ann. appl. Biol.*, **1**, 43-76.

DUNNING R. A., 1953. *The biology and parasitism of the Beet Fly* (Pegomyia betae CURT.) *with an appendix on its control.* Thesis University of Cambridge (non publié).

GERSDORF E., 1960. Neue Beobachtungen über die Rübenfliege (*Pegomyia hyoscyami* PZ.), ihre Parasiten und ihre Begleitfauna in Niedersachsen. *Z. angewandte Entom.*, **47**, 377-415.

GERSDORF. E., 1965. Die Wirkung der chemischen Bekämpfung auf die Parasiten der Rübenfliege. *Mitt. biol. Bund. Land und Forstwirtsch.* Berlin-Dählen, **115**, 43-46.

HILLE RIS LAMBERS D., 1932. Data on the biology and control of the Beet Fly (in Holl.). *Meded. Inst. Suikerbietenteelt.*, **2**, 163-214 . (in RAE, **20**, 170).

HILLE RIS LAMBERS D., 1933. Data on the biology and control of the Beet Fly (in Holl.). *Meded. Inst. Suikerbietenteelt.*, **3**, 111-120, (in RAE, **22**, 338).

KAUFMANN O., 1937. Untersuchungen über die Zusammensetzung und Veränderung der Parasitengarnitur der Rübenfliegenpuparien in Deutschland. *Z. Pflanzenkrank. Pflanzensch.*, **47**, 65-86.

KEMNER N. A., 1925. Betflugan (*Pegomyia hyoscyami* PANZ.) och det stora Betflugangreppet 1924. Nr. 288 *Centralanst. Forzoksv. på Jordbrukzomr. Entom. Avd.*, **47**, 1-56.

MAYNE R., 1932. La question de la Mouche de la Betterave en Belgique (*Pegomyia hyoscyami*, var. *betae* CURT.). *Bull. Inst. Agron. et St. Rech. Gembloux.*, **1**, 1-19.

MISSONNIER J., 1963. Étude écologique du développement nymphal de deux Diptères Muscides phytophages. *Pegomyia betae* CURTIS et *Chortophila brassicae* BOUCHÉ. *Ann. I. N. R. A., Série Épiphyties.*, **14**, H. S. nº 1, 193 p.

MISSONNIER J., SIMON H., 1964. Remarques sur les facteurs de pullulations de *Pegomyia betae* CURTIS (Diptères Muscidés). *Ann. I. N. R. A., Série Épiphyties*, **15**, 405-430.

MICZULSKI B., PAWELSKA K., 1964. Contribution to the knowledge of insects parasitizing larvae of the beet fly. *Pegomyia hyoscyami* (PANZ.) (*Dipt., Muscidae*). (Pol.-an). *Polskie Pismo Entomol., ser. B*, 1/2, 71-77.

SHAPIRO M., 1969. Immunity of Insect Hosts to Insect Parasites. In *Immunity to parasitic animals.* North Holl. Publ. Cº, Amsterdam., 1 vol., 292.

SKUHRAVÝ V., 1967. Die Rübenfliegen. *Die neue Brehm Bucherei*, **1**, nº 374, 110 p.

STRAZDINA Q., 1966. Natural enemies of the beet leaf miner (*Pegomyia hyoscyami* PZ) parasites and predators. (Let-an). *Latv. P. S. R. Zinat. Akad. Vest.*, **5**, 102-106.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (2), 187-212.

NOTES BIO-ÉCOLOGIQUES SUR *UNASPIS YANONENSIS* KUW. (*HOMOPTERA, DIASPIDINAE*) DANS LES ALPES-MARITIMES

C. BENASSY et CH. PINET

Station de Zoologie et de Lutte biologique, I. N. R. A., 06 - Antibes

RÉSUMÉ

Unaspis yanonensis KUW., espèce nuisible aux *Citrus* introduite d'Extrême-Orient dans le bassin méditerranéen, est localisée aujourd'hui sur la Côte d'Azur dans le foyer de Beaulieu-sur-Mer.

Les caractéristiques et le développement des infestations d'*Unaspis*, responsables des dégâts observés à l'extérieur, sont analysés sur jeunes *Citrus* contaminés artificiellement en serre, compte tenu du cycle d'*Unaspis*, du comportement des jeunes larves à leur apparition et de l'évolution du végétal-hôte. La dynamique des populations d'*Unaspis* est étudiée au niveau du foyer.

I. — INTRODUCTION

Il y a quelques années *Unaspis yanonensis* KUW. (*Homoptera Diaspidinae*) faisait son apparition dans les Alpes-Maritimes (COMMEAU et SOLA, 1964). Importée du Japon où cette Cochenille constitue dans les plantations de *Citrus* le problème majeur (MURAKAMI, 1970), elle s'est installée dans de nombreuses propriétés de la commune de Beaulieu.

L'introduction de cette Cochenille en France et la menace qu'elle représente pour toute l'agrumiculture méditerranéenne ont justifié l'organisation immédiate d'une campagne de lutte, en vue de l'éradication du foyer. Mais les résultats inconstants enregistrés jusqu'à ce jour dans la pratique, malgré les programmes préconisés (SOLA, 1970), laissent peu d'espoir de voir le foyer se maintenir dans ses limites actuelles :

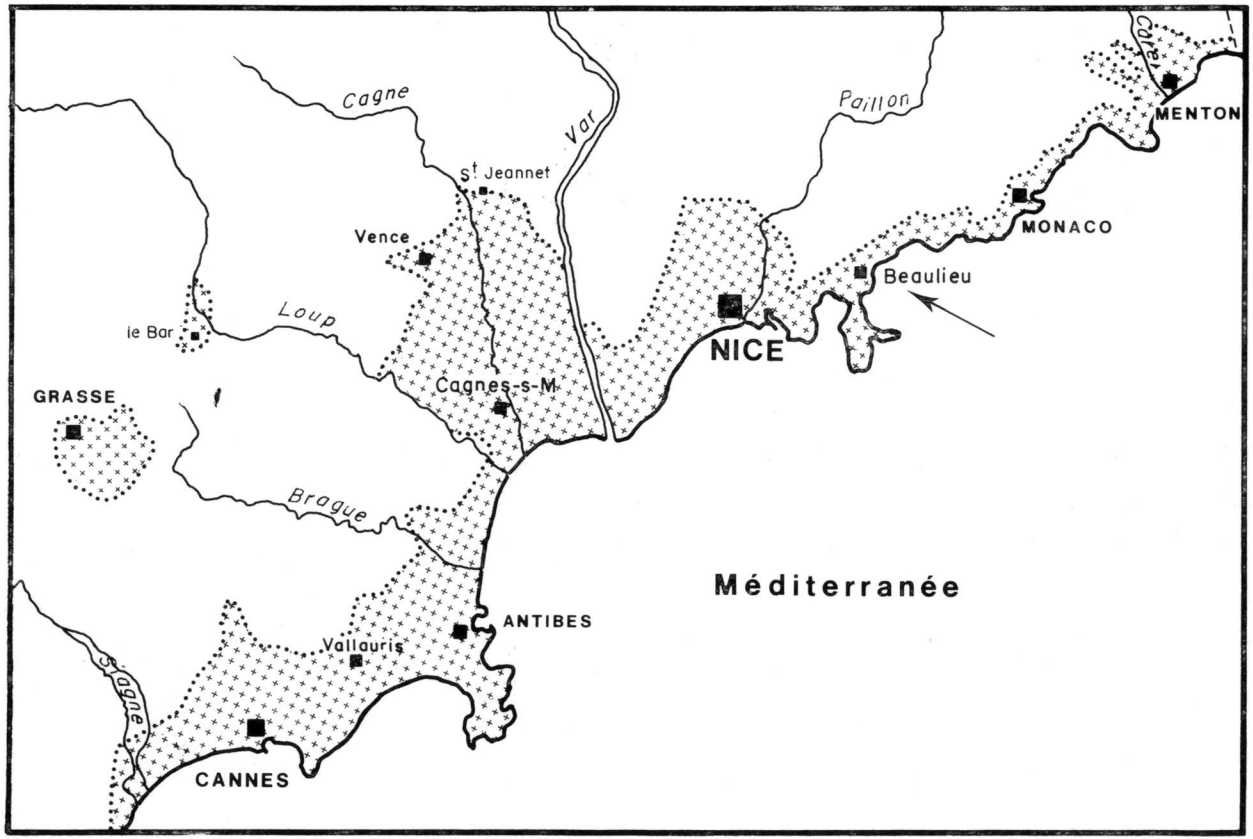

FIG. 1. — *Aire schématique de répartition de la culture des Agrumes dans les Alpes-Maritimes*

— soit que les difficultés rencontrées dans l'application des produits, par suite des particularités du foyer (jardins étagés en terrasses, plantés de variétés très diverses), ne permettent pas une couverture suffisante des arbres à protéger ;

— soit que le pouvoir de destruction des produits employés soit insuffisant pour maintenir à un niveau satisfaisant les populations de la Cochenille par suite, chez cette espèce, d'une capacité exceptionnelle de prolifération.

U. yanonensis n'occupe aujourd'hui qu'une partie limitée de l'aire de répartition des *Citrus* dans les Alpes-Maritimes schématisée figure 1. Des 5 ha reconnus initialement en 1963 sur la commune de Beaulieu-sur-Mer, le foyer s'est accru pour atteindre sa taille actuelle en débordant sur les communes limitrophes d'Èze-sur-Mer, de Saint-Jean-Cap-Ferrat et de Villefranche-sur-Mer. Il avoisine actuellement les limites de la ville de Nice (fig. 2).

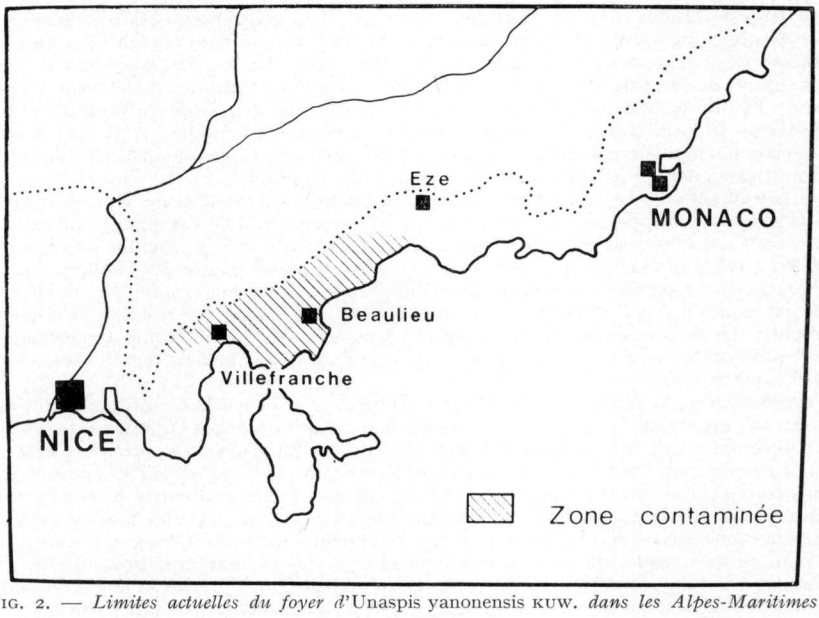

FIG. 2. — *Limites actuelles du foyer d'*Unaspis yanonensis KUW. *dans les Alpes-Maritimes*

Cette dispersion, d'ailleurs, est à rapprocher de deux phénomènes semblables intervenus avec une rapidité bien supérieure au cours de ces dernières années. Il s'agit dans les deux cas de deux Homoptères *Aleurodidae* nuisibles aux agrumes, malencontreusement importés également sur le littoral. Le premier, *Dialeurodes citri* RIL. et HOW., envahissait entre 1945 et 1952 la totalité de la zone de culture des *Citrus* gagnant depuis la côte tout l'intérieur du pays (PUSSARD, 1953), tandis que le second, *Aleurothrixus floccosus* MASKELL observé depuis 1966, est en pleine expansion (ONILLON, 1969).

Si l'on en juge sur ces faits précis, il est à craindre que le foyer d'*Unaspis yanonensis* n'ait pas atteint actuellement ses limites définitives et qu'il s'étende encore pour attaquer à des degrés variés les divers types de *Citrus* rencontrés : bigaradiers, orangers doux, clémentiniers, mandariniers, citronniers, cédratiers et pomelos.

C'est pourquoi l'étude poursuivie durant ces deux dernières années sur *U. yanonensis* a été entreprise afin de préciser les caractéristiques de la nocuité de l'espèce vis-à-vis des *Citrus*, compte tenu des conditions microclimatiques très particulières du foyer, sans vouloir préjuger actuellement de ce que pourra être ultérieurement la méthode de lutte.

II. — MÉTHODES ET TECHNIQUES

Cette étude est fondée sur deux types d'observations, les unes pratiquées en plein air dans deux propriétés du foyer de Beaulieu-sur-Mer et les autres réalisées comparativement en serre sur de jeunes bigaradiers âgés de trois ans, cultivés en pots.

Les deux propriétés retenues possèdent une exposition identique ; elles sont plein sud, face à la mer. Situées toutes deux sur les contreforts assez abrupts dominant la côte, elles sont cultivées en terrasses. Ces deux propriétés se différencient néanmoins par leur altitude surtout et par leur retrait vis-à-vis du front de mer. La première désignée comme propriété « A » se situe à 140 mètres environ du littoral à l'altitude moyenne de 23-40 mètres ; la deuxième ou propriété « B », localisée au-dessus, à 80 mètres d'altitude, est distante d'environ 300 mètres de la côte. Par suite de leur situation particulière ces deux propriétés offrent des conditions microclimatiques différentes intervenant pour donner à chaque infestation son aspect propre.

Les *Citrus* cultivés en serre sont contaminés artificiellement afin de suivre au niveau des jeunes arbres le développement de la contamination en fonction de l'évolution du végétal et de celle d'*Unaspis* et d'essayer de caractériser ensuite la nocuité de la Cochenille en recherchant la densité d'individus minimale qui amène le dessèchement, puis la chute des feuilles.

A partir d'une population initiale constituée d'un nombre déterminé d'individus fixés en des emplacements précis du végétal, il est noté à chaque génération le nombre et la localisation des individus des deux sexes, ainsi que la masse végétale développée en cours d'année en relevant chaque fois le nombre et la surface des feuilles apparues ainsi que la longueur cumulée des rameaux avec leur surface.

L'estimation de la surface des feuilles est réalisée selon la méthode mise au point sur bigaradiers par ONILLON *et al.* (1971), tandis que les rameaux sont découpés en fragments assez réduits pour qu'ils soient assimilables à autant de cylindres dont il est aisé de connaître la surface.

La contamination des *Citrus* a été pratiquée le 1er août 1968 sur les feuilles entièrement développées à cette époque par contact direct entre des feuilles saines et d'autres fortement attaquées par des femelles d'*Unaspis* en train de pondre. Les fixations assurées, les feuilles ayant servi à l'infestation sont retirées. Après l'accouplement les follicules mâles sont éliminés, et n'est conservé que le nombre de femelles qui constituera dans chaque cas la contamination initiale.

Les observations portant sur cinq *Citrus* numérotés de 3 à 7 s'échelonnèrent d'octobre 1968 à septembre 1969 pour les arbres A_3, A_4, A_6 et A_7 et jusqu'en mai 1970 pour l'arbre A_5.

Durant cette période, ces *Citrus* manifestèrent de 3 à 4 phases successives de végétation se situant respectivement en août 1968 et à partir du 1er novembre 1968, du 2 avril 1969 et du 30 juin 1969. Mais après cette dernière période, il est à remarquer que plus aucune pousse nouvelle n'intervint ; les jeunes arbres stoppés dans leur croissance restèrent encore vivants quelque temps avant leur dessèchement complet.

III. — LA COCHENILLE : CARACTÉRISTIQUES ET DÉGATS

Diaspine de la sous-tribu des *Diaspidina Chionaspiformes* (BALACHOWSKY, 1954), cette espèce se caractérise par l'existence, chez la femelle, d'un bouclier allongé de 2,5 à 3 mm de longueur, orné d'une carène médiane lui donnant en coupe la forme d'un V évasé, renversé.

Proportion des sexes

Les deux sexes se retrouvent dans toutes les infestations observées avec une prédominance nette des mâles, comme le suggérait déjà en 1968 NOGUCHI, cité par MURAKAMI (1970). En effet, dans l'ensemble des populations naturelles observées le pourcentage des individus mâles varie entre 60 et 70 p. 100 des cochenilles dénombrées.

Ce pourcentage se révèle légèrement supérieur encore dans les élevages d'*Unaspis* réalisés en serre. Dans ce cas, l'importance de chaque sexe calculé à partir du dénombrement total des individus développés sur un jeune *Citrus*, figure au tableau 1, sauf pour A5 dont la faible contamination initiale permet l'évolution successive de trois générations.

TABLEAU 1

*Sex-ratio des populations d'*U. yanonensis *en serre*

	Nombre total d'individus	Pourcentage de mâles	Pourcentage de femelles
A_3	43 252	72,05	27,95
A_4	31 431	74,62	25,38
A_5	2e génération 69 : 15 641	61,65	38,35
A_5	1e génération 70 24 466	75,78	24,22
A_6	28 414	75,50	24,50
A_7	29 513	69,88	30,12

Les résultats enregistrés constatent une proportion mâle plus forte en première génération, soit : 2,5-3 pour une femelle alors que la seconde génération annuelle laisse paraître un rapport de 1,6 : 1. Ces observations semblent être en accord avec les faits cités par MURAKAMI d'après les observations rapportées en 1966 par KOHNO *et al.* signalant une variation saisonnière du sex ratio.

Dégâts

— A Beaulieu-sur-Mer, les deux sexes, malgré la répartition différente que l'on note localement, sont représentés dans toutes les populations observées, chacun intervenant vis-à-vis du végétal avec une nuisance qui lui est propre. Comparativement, celle des femelles est bien supérieure à celle des mâles.

Sur feuille, la présence de femelles adultes dispersées provoque très souvent des décolorations circulaires du parenchyme foliaire ayant pour centre le point d'implantation du rostre de l'insecte (fig. 3). L'infestation augmentant, une concentration de 10 à 15 femelles adultes entraîne en général la nécrose d'une surface plus ou moins grande des tissus, chez les mâles ; des concentrations de 190 à 250 individus

au cm² sont nécessaires pour obtenir des dégâts comparables à ceux enregistrés dans le cas précédent. Or, chez les mâles, des concentrations de cet ordre de grandeur et même supérieures — on a enregistré jusqu'à 313 individus au cm² — sont facilement atteintes par suite de leur comportement particulier (cf. plus loin).

Bien que ces données puissent varier en fonction de certains critères : variété, vigueur, âge, conditions climatiques, l'attaque des *Citrus* par *Unaspis* suit le processus suivant, chaque phase pouvant être atteinte plus ou moins vite si les conditions sont favorables à l'accroissement rapide des populations.

FIG. 3. — *Dégâts d'*Unaspis yanonensis KUW. *: décoloration localisée du parenchyme foliaire*
(Cliché INRA, Zoologie-Antibes)

Au dessèchement et à la chute des feuilles (fig. 4), au dessèchement des rameaux et à l'envahissement des fruits de tous âges (fig. 5) caractérisant la première phase de l'infestation font suite des perturbations du développement de la plante se manifestant au niveau de tous les organes : fruits plus petits, moins nombreux, rameaux plus courts. Ensuite, un arrêt total de croissance du végétal intervient. Dans le cas de jeunes arbres la mortalité complète des sujets infestés peut intervenir.

A âge égal et dans les mêmes conditions de milieu, le clémentinier se révèle le plus sensible à l'action d'*Unaspis* ; viennent ensuite par ordre de résistance croissante, l'oranger doux dit de Nice, qui supporte de fortes contaminations, le bigaradier et le mandarinier.

— En serre, la contamination initiale des trois principaux *Citrus* concernés A_3, A_4 et A_5 s'établissait le 18 octobre 1968 à 541 femelles sur A_3, à 173 sur A_4 et à 44 cochenilles seulement, réparties sur 17 feuilles, sur A_5.

Un an plus tard, la population retrouvée sur les diverses parties du végétal totalisait :

— 43 252 individus de tous stades (40 641 sur feuilles et 2 611 sur rameaux) sur A_3 dont les feuilles et les rameaux étaient entièrement desséchés.

— 31 431 cochenilles de tout âge (29 544 sur feuilles et 1 887 sur rameaux) sur A_4 mort à la même période environ que le précédent.

— 15 641 cochenilles seulement (13 827 sur feuilles et 1 814 sur rameaux) sur A_5, *Citrus* qui 8 mois plus tard en mai 1970 hébergeait à la veille de son dessèchement complet, 62 895 individus répartis à raison de 41 347 sur feuilles et 21 548 sur rameaux.

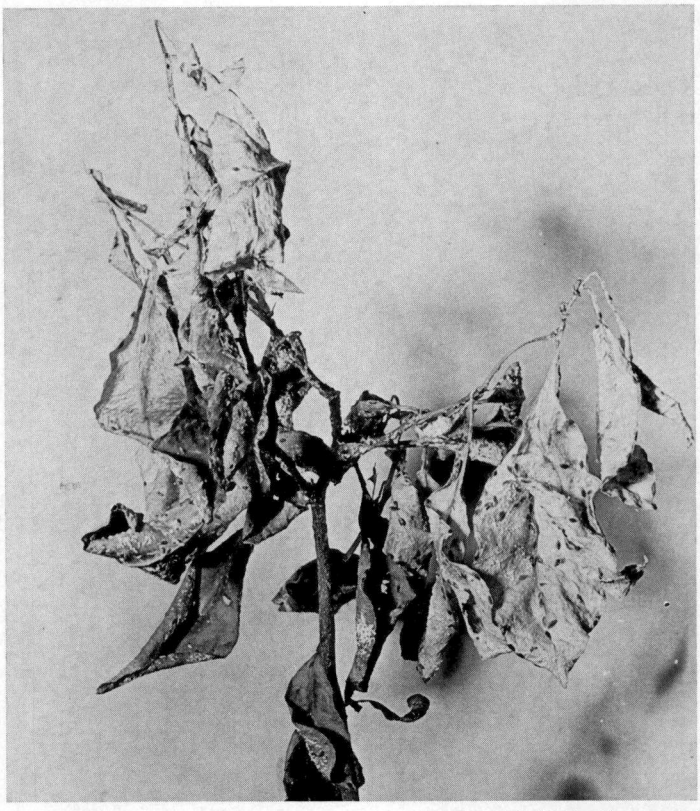

FIG. 4. — *Dégâts d'*Unaspis yanonensis KUW. *: dessèchement total des feuilles avant leur chute*
(Cliché INRA, Zoologie-Antibes)

Si l'on rapporte dans chaque cas le nombre d'individus rencontrés à la surface totale du feuillage et à celle des rameaux, on obtient un premier aperçu de la nocuité possible de l'espèce dans les conditions précises de ces essais (tabl. 2). Il apparaît, en effet, que le dessèchement du végétal est total avec des densités supérieures sur feuilles à 40 cochenilles au cm^2 (A_3 et A_4) alors que sur rameaux des densités supérieures à 30 individus au cm^2 pourraient conduire au même effet. Par contre, des densités de l'ordre de 16 cochenilles au cm^2 sur feuilles et 20 au cm^2 sur rameaux (A_5),

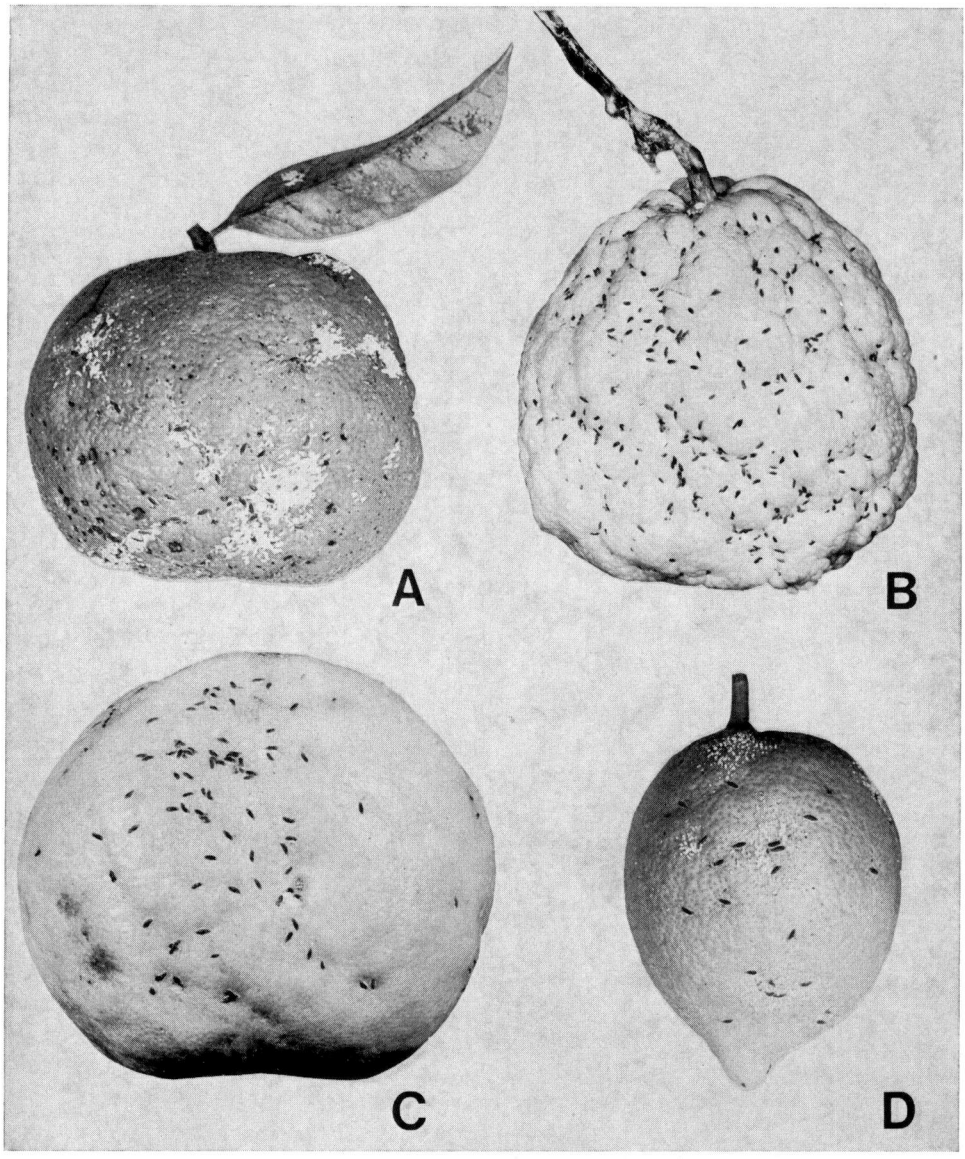

FIG. 5. — *Dégâts d'*Unaspis yanonensis KUW. *sur fruits*

A. Orange amère — femelles adultes et jeunes stades mâles et femelles de la génération suivante
B. Cédrat — femelles adultes
C. Pomelo — femelles adultes
D. Citron — femelles adultes et jeunes stades mâles et femelles de la génération suivante.

(Cliché INRA, Zoologie-Antibes)

si elles n'entraînent pas la mort immédiate de l'arbre ne lui offrent qu'une possibilité de survie réduite en supprimant toute pousse nouvelle.

Dans les mêmes conditions, un arrêt de croissance de jeunes *Citrus* a été obtenu sous l'action de populations d'*Unaspis* groupant de 14 à 17 cochenilles au cm², soit 5 à 6 femelles et 9 à 11 mâles.

Compte tenu de la contamination initiale, une telle densité est un an plus tard déjà dépassée pour A_3 et A_4 et juste atteinte pour A_5, arbre sur lequel la Cochenille poursuit sa multiplication en envahissant successivement tous les emplacements disponibles.

TABLEAU 2

Densité des populations d'U. yanonensis, *compte tenu de l'infestation initiale et de l'évolution du végétal hôte.*

		A_3	A_4	A_5	
Contamination initiale (18 10 68)		541	173	44	
Nombre de descendants	A la date du	22 9 69	20 10 69	18 11 69	25 570
	Total	43 252	31 431	15 641	62 895
	Sur feuilles	40 641	29 544	13 827	41 347
	Sur rameaux	2 611	1 887	1 814	21 548
Surface totale des feuilles en cm²		732,79	662,28	839,90	839,90
Nombre total des feuilles		58	65	56	56
Surface totale des rameaux		48,42	67,09	87,80	87,80
Nombre de cochenilles par feuille		700,7	454,5	256,0	765,7
Densité au cm² de feuilles		54,6	44,6	16,4	49,2
Densité au cm² de rameaux		53,9	28,1	20,6	245,4

IV. — LES INFESTATIONS : RÉPARTITION ET COMPOSITION

En plein air

Au niveau du foyer de Beaulieu-sur-Mer, dans la propriété « A », plantée d'orangers doux, de citronniers, de clémentiniers et de bigaradiers, ce sont les premiers qui sont les plus attaqués. Arbres vigoureux et touffus, ils sont plantés à 3 m × 3 m sur deux lignes parallèles.

La première rangée, localisée en bordure de la terrasse, possède un ensoleillement maximal. La contamination moyenne qu'on y observe se manifeste principalement sur la face nord des arbres, leur face sud étant pratiquement indemne.

La deuxième rangée située en retrait offre une contamination à la fois plus dense et plus uniforme. Bien qu'il soit difficile de donner un côté préférentiel du fait de l'étroit contact des rameaux entre eux, il semble que l'exposition sud soit la moins infestée.

Sur les citronniers conduits en haie le long d'un mur et recevant de ce fait le plus de soleil, l'infestation la plus forte se localise indistinctement sur les rameaux,

les feuilles et les fruits les plus proches du mur à l'ombre d'une partie de la frondaison. Par contre, sur des citronniers situés en plein-vent, très clairs naturellement, l'infestation faible rencontrée est assez régulièrement répartie sur l'ensemble des arbres. On remarque néanmoins un nombre plus important de cochenilles sur les parties les moins ensoleillées.

Il existe une exception représentée par deux arbres de plein-vent dont la partie sud-ouest est la plus vigoureusement attaquée.

Dans la propriété « B », où l'on retrouve des orangers doux, des mandariniers et des bigaradiers, un phénomène semblable se manifeste. Bien que la frondaison des arbres soit très aérée, les faces nord et est hébergent les populations les plus fortes.

Artificiellement, il est possible également de noter l'action favorisante des conditions microclimatiques liées à l'absence de tout ensoleillement sur l'importance des infestations. Les essais de contamination de jeunes clémentiniers placés tous sous cages de 1 m³ environ, les unes ensoleillées et les autres ombrées, ont conduit à noter les plus fortes densités sur les arbres protégés de tout rayonnement direct.

FIG. 6. — *Début d'infestation sur oranger doux : type d'infestation de rameaux terminaux (Cliche INRA Zoologie Antibes)*

La différence enregistrée normalement dans le degré d'infestation d'arbres de plein-vent entre leur partie nord et les autres expositions tend à s'estomper sur les végétaux évoluant à l'ombre et dans ces dernières conditions, la répartition des contaminations sur les clémentiniers précédents tend à devenir uniforme avec néanmoins la persistance des populations les plus fortes sur la face nord.

Sur l'ensemble des arbres les pullulations d'*Unaspis* semblent plus importantes sur la partie centrale de la couronne ainsi que sur la zone supérieure.

Mais en début d'attaque, il n'est pas rare d'observer, sur oranger doux par exemple, la contamination initiale se localiser sur un ou deux rameaux, la plupart du temps terminaux, avec une densité de cochenilles très importante (fig. 6).

Déjà à ce niveau, la dissémination sur les feuilles s'effectue dans de très nombreux cas de la manière suivante : la face inférieure supporte les attaques les plus fortes, principalement celles des mâles. Leur accumulation forme des plages (fig. 7)

FIG. 7. — *Localisation des mâles à la face inférieure des feuilles de* Citrus
(Cliché INRA Zoologie Antibes)

le plus souvent dispersées, mais pouvant se réunir pour recouvrir toute la surface, allant jusqu'à passer sur la face supérieure des feuilles, et les rameaux lors de très fortes attaques.

De leur côté, les femelles se rencontrent sur les différents organes ; elles se fixent

de préférence le long de la nervure centrale et des principales nervures secondaires de la feuille ainsi que sur le pourtour de sa face inférieure (fig. 8). De même, il n'est pas rare d'en rencontrer sur les feuilles issues de la dernière poussée de sève.

Afin d'approfondir ces observations sur le degré et la répartition des infestations, nous avons été amenés à rechercher quelles pouvaient être les variations de leur composition en considérant d'abord l'importance des mâles dans les populations pour déterminer ensuite la préférence de ceux-ci quant à leur point de fixation et connaître enfin la proportion relative des deux sexes sur les différents organes considérés.

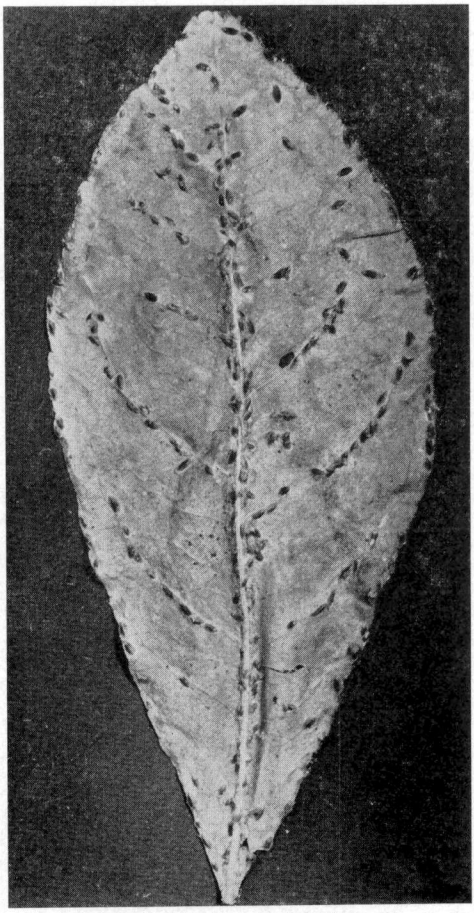

FIG. 8. — *Localisation des femelles adultes d'*Unaspis yanonensis KUW. *sur une feuille de* Citrus
(Cliché INRA Zoologie Antibes)

Comme chez d'autres Diaspines, telles que *Pseudaulacaspis pentagona* par exemple, les jeunes larves d'*Unaspis* semblent posséder dès leur apparition un comportement spécifique qui les amène à se répartir au niveau du végétal d'une façon différente en fonction de leur sexe.

En serre

C'est dans le but de préciser ce comportement que nous avons suivi le développement des contaminations sur les jeunes *Citrus* maintenus en serre en schématisant à titre d'exemple l'arbre A_5 (fig. 9) où l'emplacement initial des femelles est représenté par S pour la face supérieure des feuilles et par I pour la face inférieure.

Les 44 cochenilles constituant le 18 octobre 1968 la population initiale se trouvent réparties sur les feuilles 1 à 21, les seules développées au 1er août 1968, chacune hébergeant à l'exception des feuilles 3, 17, 18 et 21 de 1 à 8 femelles d'*Unaspis* fixées pour la plupart à la face inférieure des feuilles où nous retrouvons dans l'ensemble 28 individus pour 16 seulement sur la face supérieure.

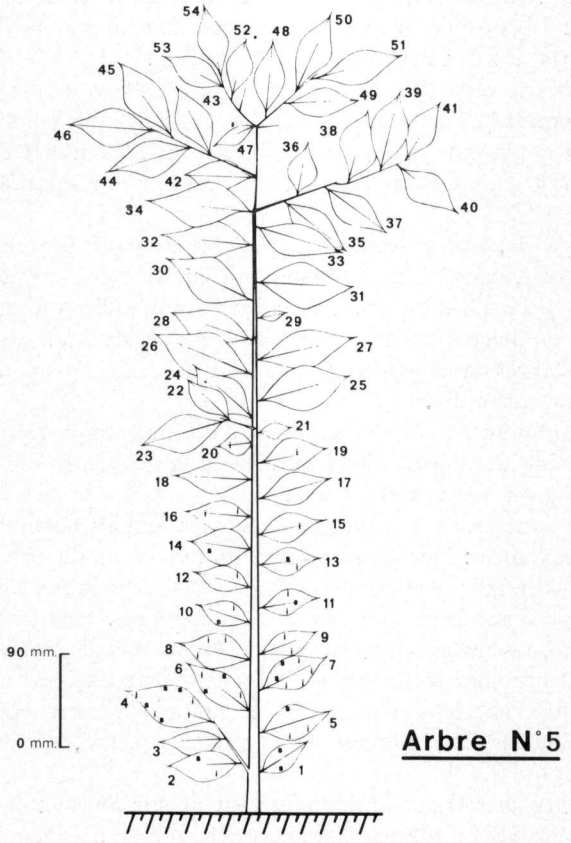

FIG. 9. — *Aspect schématique de l'arbre A_5*

Entre la contamination d'août et la manifestation des larves mobiles en février 1969, 13 feuilles sont apparues, les 7 premières (feuilles de 22 à 28 inclus) en août 1968 et les 6 suivantes (de 29 à 34 inclus) à partir du 1er novembre. Trente-quatre feuilles sont ainsi disponibles pour recevoir la descendance des 44 femelles initiales.

En juillet, au moment de l'éclosion des œufs, début d'une deuxième génération annuelle, il s'ajoute aux feuilles précédentes 20 autres supplémentaires apparues en mars-avril, à raison de 5 (feuilles 35, 36, 37, 42 et 47) au printemps et de 15 (feuilles 38 à 41 inclus, 43 à 45 inclus, 48 à 54 inclus) au début de l'été.

Dans la descendance de la première génération, dont les larves mobiles les plus précoces se manifestent en février, les mâles se retrouvent tous fixés à la face inférieure des feuilles 1 à 25 inclus. Par contre, chez les femelles, la dispersion est plus accentuée ; progressant le long de la tige principale de l'arbre, elles se retrouvent indistinctement sur l'ensemble des 39 feuilles présentes à cette époque : celles numérotées de 1 à 37 inclus, 42 et 47. Les diverses femelles occupent de préférence la face inférieure des feuilles, mais à cette date, quelques-unes s'installent néanmoins à la face supérieure et sur les rameaux.

A ce stade de l'infestation, une idée de l'importance du comportement migratoire des larves mobiles à l'éclosion peut nous être fournie par la distance séparant les limites extrêmes des deux infestations successives.

En effet, l'aire de répartition des mâles a progressé vers le sommet de l'arbre de la distance séparant la feuille 20 de la feuille 25, soit environ 45 à 50 mm, ce qui correspondrait au déplacement moyen des larves mobiles mâles. Pour l'autre sexe, cette moyenne serait 5 à 6 fois plus élevée, 287 mm environ séparant la feuille 20 des feuilles 37 et 47.

Dans les deux cas, le déplacement le plus grand possible serait représenté par les distances séparant, dans le cas des mâles, les feuilles 1 et 25, soit 380 mm et dans le cas des femelles, les feuilles 1 à 37 ou 47, soit 620 mm environ. Ces quelques chiffres ne sont pas sans rappeler d'ailleurs ceux obtenus par Milaire (1970) qui étudiait la dispersion des larves mobiles du Pou de San José au niveau des jeunes arbres dans les conditions naturelles.

Lors du dénombrement suivant réalisé à l'automne (novembre 1969) qui porte sur le développement aux dépens de la totalité du feuillage disponible de deux générations d'*Unaspis*, on peut noter que :

— Les mâles sont localisés uniquement sur les feuilles portant les femelles qui leur ont donné naissance : leur aire de dispersion vis-à-vis du printemps précédent s'en trouve donc étendue ; elle gagne les feuilles 25 à 37 inclus ainsi que les 42 et 47, feuilles occupées sur leurs deux faces au printemps. par des femelles exclusivement. Là encore, les mâles sont presque entièrement fixés à la face inférieure des feuilles, ce qui dénote chez les larves mobiles dont ils sont issus un comportement spécifique. En effet, sur les 9 642 mâles dénombrés à cette époque, 9 544 soit 98,98 p. 100, le sont à la face inférieure et 64 soit 0,67 p. 100, le sont sur les rameaux (tabl. 3).

— Les femelles se retrouvent indistinctement sur l'ensemble des feuilles présentes, où elles s'installent sur les deux faces, la préférence marquée pour la face inférieure reconnue antérieurement subsistant toutefois. C'est ainsi par exemple (tabl. 3) que sur les 5 999 femelles notées à cette date, 3 281 soit 54,7 p. 100, le sont à la face inférieure, 968 soit 16,1 p. 100, le sont à la face supérieure, tandis que 1 750 soit 29,2 p. 100, le sont sur les rameaux. Connaissant les possibilités migratoires des larves mobiles femelles à l'éclosion, il est vraisemblable que leur dispersion aurait été plus importante si elles n'avaient pas été limitées dans leur déplacement par le manque d'ampleur de leur hôte végétal.

Ces résultats comparés avec ceux obtenus dans les mêmes conditions sur les 4 arbres identiques voisins (tabl. 3) permettent d'estimer qu'il existe chez les larves mobiles mâles une tendance nette et exclusive à se localiser à la face inférieure des feuilles. En moyenne, 92,7 p. 100 des individus possèdent un tel comportement ; alors que 6,2 p. 100 se répartissent sur la face supérieure, une fraction négligeable de l'ensemble, soit environ 1,0 p. 100, reste liée aux rameaux. Une telle préférence existe aussi chez les larves mobiles femelles, mais sous une forme atténuée : dans ce cas, une proportion égale d'individus — de 16 à 18 p. 100 en moyenne — se fixent sur la face supérieure des feuilles et sur les rameaux, tandis que la face inférieure attire encore 60 p. 100 environ des jeunes larves à leur éclosion.

TABLEAU 3

Pourcentage d'individus de chaque sexe fixés en fonction de l'organe considéré

		Feuilles		Rameaux
		Face inférieure	Face supérieure	
Mâles	A_3	81,54	17,41	1,05
	A_4	95,07	3,89	1,04
	A_5	98,98	0,35	0,67
	A_6	94,43	5,57	/
	A_7	93,75	3,93	2,32
	Moyenne	92,75	6,23	1,02
Femelles	A_3	69,93	17,59	12,47
	A_4	66,55	21,84	11,61
	A_5	54,69	16,14	29,17
	A_6	74,67	17,36	7,97
	A_7	64,12	20,91	14,97
	Moyenne	64,97	18,61	16,43

Or, cette répartition préférentielle de chaque sexe par rapport aux divers organes infestés, mise en évidence dans les conditions expérimentales d'une serre au niveau de très jeunes plants de *Citrus*, se retrouve non modifiée à l'échelle d'arbres adultes de diverses variétés, évoluant en plein air dans le foyer de Beaulieu.

En effet, les mâles se groupent généralement à la face inférieure des feuilles. Si l'on compare d'une façon plus précise leur localisation sur les deux faces des feuilles et sur les rameaux, la proportion moyenne des individus fixés s'établit ainsi : 92,5 p. 100 le sont sur la face inférieure, 6,3 p. 100 sur la face supérieure et 1,2 p. 100 seulement sur les rameaux.

Si l'on observe chez les femelles la même tendance pour les individus de ce sexe à s'installer de préférence sur la face inférieure des *Citrus*, la proportion moyenne d'individus rencontrés en fonction des organes varie moins ; elle est respectivement de 65 p. 100 sur la face inférieure, de 18 à 20 p. 100 sur la face supérieure et de 15 à 17 p. 100 sur les rameaux.

Cette préférence manifestée par chaque sexe à se localiser sur un emplacement précis du végétal se double également, nous l'avons vu, d'une activité migratoire spécifique, mise en évidence sur l'arbre A_5.

De même à l'extérieur les larves mâles peu actives, ont tendance à se concentrer dans les environs immédiats des femelles mères. Les larves s'y fixent si elles trouvent un point favorable à leur implantation. Cependant, dans le cas de fortes contamination les larves mâles peuvent s'éloigner davantage à la recherche d'un point de fixation satisfaisant. Sur un espace limité, la surface encore libre du végétal plus que le comportement des larves mobiles à l'éclosion, interviendrait donc dans la répartition des fixations.

C'est le cas notamment sur A_5 pour la localisation des jeunes larves de la troisième génération d'*Unaspis* apparues à partir de février 1970. Sur un jeune *Citrus*, de croissance nulle depuis l'été précédent, ayant déjà supporté la descendance d'une génération on comptait le 25 mai 1970, 30 394 mâles répartis à raison de 15 375 soit 50,5 p. 100 sur la face inférieure des feuilles, de 13 604 soit 44,7 p. 100 sur les rameaux et de 1 415 soit 4,65 p. 100 sur la face supérieure. Vis-à-vis de la génération précédente où 98, 98 p. 100 des mâles étaient présents à la face inférieure des feuilles, un début d'uniformisation se dessinait par suite de l'accroissement des populations mâles, sans augmentation parallèle de l'espace disponible pour pouvoir se fixer.

TABLEAU 4

*Pourcentage des deux sexes dans les populations d'*U. yanonensis *en fonction de l'organe considéré*

		Feuilles				Rameaux	
		Face inférieure		Face supérieure			
		Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
Serre	A_3	75,04	24,96	71,83	28,17	17,84	82,16
	A_4	80,78	19,22	49,62	50,38	12,27	87,73
	A_5	74,42	25,58	3,39	96,61	3,52	96,48
	A_6	79,57	20,43	49,73	50,27	/	100
	A_7	77,23	22,77	30,35	69,65	26,42	73,58
	Moyenne	77,41	22,59	40,98	59,02	12,01	87,99
Foyer de Beaulieu	Moyenne	*75-88*	*12-25*	*35-47*	*53-65*	*10-15*	*85-89*

Par contre, dans les populations femelles les individus en nombre plus restreint (9 713) se groupaient selon la tendance notée précédemment. Si 60 p. 100 des cochenilles étaient présentes à la face inférieure des feuilles, 18 et 20 p. 100 se retrouvaient fixées respectivement à la face supérieure des feuilles et sur les rameaux.

Les larves femelles possèdent un comportement migratoire plus prononcé, les amenant à propager de proche en proche l'infestation, en passant facilement d'un rameau à un autre pour gagner également les extrémités des pousses où elles peuvent se fixer en nombre très variable sur les fruits et principalement sur leur partie la plus sombre. Ces derniers n'hébergent que des femelles lors de l'infestation initiale ; les mâles apparaissent seulement à la surface des fruits dans la descendance de ces premières fixations.

Le résultat de ce comportement est, au niveau des *Citrus*, l'existence d'une répartition différente des deux sexes sur un organe donné. Sur feuilles à la face inférieure, il existe en moyenne de 75 à 88 p. 100 de mâles pour 12 à 25 p. 100 de femelles ; le pourcentage des mâles est de 35 à 47 p. 100 et celui des femelles de 53 à 65 p. 100 à la face supérieure. Sur les rameaux 10 à 15 p. 100 des individus sont mâles, tandis que 85 à 90 p. 100 des cochenilles dénombrées sont femelles.

Parallèlement dans les essais réalisés en serre, les chiffres obtenus groupés au tableau 4 confirment dans leur ensemble les observations faites dans les conditions naturelles du foyer. Les chiffres moyens des 5 lots d'élevage sont comparables à ceux précédemment cités.

V. — ÉVOLUTION DES POPULATIONS: LE CYCLE ÉVOLUTIF

D'après les nombreux auteurs qui l'ont étudiée, cette Diaspine possède un cycle évolutif qui est sous l'étroite dépendance des conditions climatiques régionales.

Au Japon, il se caractérise ainsi par l'apparition successive de deux ou trois générations annuelles dont les larves mobiles se manifestent entre mai et juillet pour la première génération, de juillet à septembre et jusqu'en novembre parfois pour la deuxième et, s'il existe une troisième génération, de septembre à novembre. Mais, dans ce dernier cas l'importance numérique de la sortie des larves mobiles varie en fonction des localités.

Afin de connaître les caractéristiques du cycle évolutif d'*U. yanonensis* et ses particularités dans notre région, deux types d'observations parallèles furent poursuivies, les unes en serre, les autres en plein air dans les deux biotopes du foyer.

Étude en serre

A partir du matériel récolté à Beaulieu au moment de la présence des larves mobiles de la deuxième génération annuelle, il fut procédé le 1er août 1969 à des infestations de jeunes plants. Les populations ainsi réalisées se développèrent jusqu'au début de l'automne, chaque stade successif se retrouvant du 1er au 9 août

pour les larves mobiles, du 9 août au 23 du même mois pour les premiers stades, du 23 août au 13 septembre pour les deuxièmes stades femelles, les stades mâles étant visibles durant un mois à partir de la mi-août. Les premières femelles adultes apparaissaient un mois plus tard, le 13 septembre et des femelles prêtes à pondre se retrouvaient dans les populations à chaque observation à partir du 11 octobre. Malgré cela, les premières larves mobiles ne se manifestaient pas avant le 10 février 1960, le cycle de la Cochenille ayant réclamé 192 jours pour s'accomplir dans des conditions de températures où les moyennes mensuelles varient de 12°,2 à 20°,95, l'hygrométrie moyenne s'établissant aux environs de 70 p. 100, les écarts les plus grands étant 56 p. 100 et 84 p. 100.

Des contaminations pratiquées en serre d'une manière identique, sur jeunes bigaradiers le 5 mai avec pour conditions climatiques une température dont la moyenne s'établissait à 22°,1 et une humidité relative de 80 p. 100, donnaient 71 jours plus tard, soit le 15 juillet une nouvelle génération de cochenilles. Celles-ci poursuivant leur évolution dans des conditions d'hygrométrie identiques mais de température supérieure (moyenne enregistrée : 23°,8) donnent naissance à de nouvelles larves mobiles le 15 septembre, soit 60 jours plus tard. C'est le début d'une troisième génération qui existe normalement au Japon où elle revêt selon les localités un caractère partiel ou non. Elle était partielle dans les conditions particulières de nos observations. Celles-ci tendent donc à confirmer le polyvoltinisme d'*Unaspis* qui mis dans les conditions optimales pour son développement (température moyenne de 24° à 27°C) poursuit son évolution d'une façon continue, deux mois semblant constituer à ce jour la durée minimale de son cycle.

Étude en plein air

Dans la propriété « A » en 1968, les femelles matures ayant hiverné reprennent leur activité au début de février. La manifestation des premières larves mobiles se situe aux environs du 7 avril, soit un mois plus tôt qu'au Japon. La courbe de sortie des jeunes larves passe par un maximum entre la fin avril et le 11 mai ; elle régresse alors brusquement pour se maintenir ensuite à un bas niveau jusqu'au mois de juillet, période à laquelle apparaissent les larves mobiles de la deuxième génération. Dès cette époque un chevauchement se produit entre les deux générations successives.

Aux premières éclosions du début avril fait suite la fixation des premiers stades larvaires à partir du 18 du même mois. Elle se poursuit, passe par un maximum le 12 mai, puis se maintient à un niveau important puisque les premiers stades représentent à eux seuls de 25 à 28 p. 100 des individus de la population vivante totale.

Un mois plus tard, le 18 mai, les deuxièmes stades larvaires femelles font leur apparition, leur pourcentage maximum par rapport à l'ensemble vivant de la population se situe le 4 juin, de même d'ailleurs que la proportion des pré-nymphes mâles dont les toutes premières apparitions sont observées le 7 mai.

Les nymphes s'observent dans les populations dès la mi-juin ; elles atteignent leur importance maximale vers le 30 et régressent progressivement après.

Leur font suite les mâles qui apparaissent au début de juillet, le maximum de leur vol étant enregistré le 25 juillet.

A cette date la population d'*Unaspis* a déjà dépassé le stade « jeunes femelles » dont les premières s'étaient manifestées aux environs du 24 juin ; elle est constituée de femelles matures en cours de ponte et de larves mobiles, les plus précoces de la deuxième génération annuelle. Le maximum d'émission de ces dernières se situe fin juillet. Par la suite, il est possible d'en rencontrer encore pendant deux mois, jusqu'aux derniers jours de septembre.

Durant tout l'été, les stades successifs d'*Unaspis* se rencontrent en proportion variable selon les dates d'observation.

Les premiers stades larvaires représentent de 21 à 25 p. 100 des individus vivants durant le mois d'août ; leur importance diminue dès le début de septembre ; il n'en existe plus à la fin d'octobre dans les populations.

Des variations du même type affectant chaque stade successif d'évolution d'*Unaspis*, on retrouve un vol d'adultes mâles dans les deux dernières décades de septembre. La fécondation réalisée, les femelles matures constituent de 72 à 78 p. 100 des cochenilles présentes dans les populations aux cours de la deuxième quinzaine d'octobre. A cette période subsistent encore des deuxièmes stades et quelques prénymphes. Passée cette époque, les femelles matures qui constituent le stade hiver-

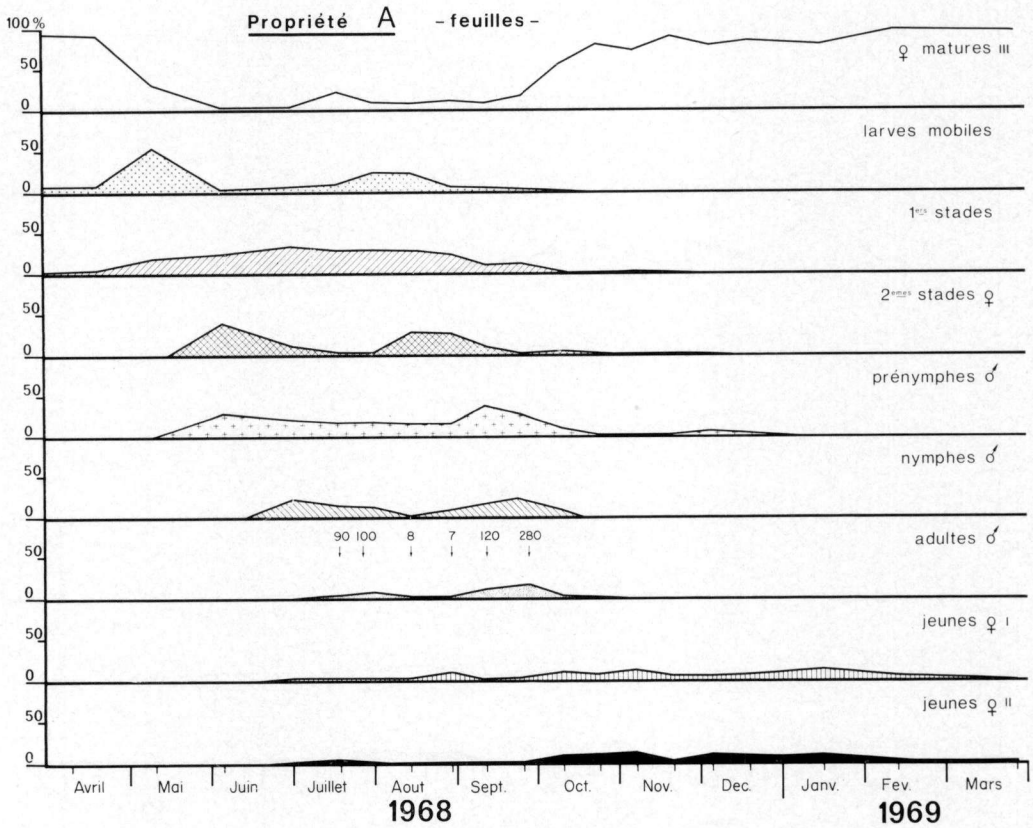

FIG. 10. — *Schéma du cycle évolutif d'*Unaspis yanonensis KUW.
observé sur feuilles à Beaulieu-sur-Mer (Propriété A) *à partir du 1er avril 1968 jusqu'au 31 mars 1969*

nant se retrouvent en proportion croissante. Elles représentaient à elles seules de 92 à 97 p. 100 des individus vivants en février 1969, la fraction restante étant constituée par des jeunes femelles (fig. 10).

Dans l'autre propriété (propriété « B ») durant le même temps, les larves mobiles, début de la première génération annuelle, apparaissent à la fin du mois d'avril ; leur sortie s'étale sur deux mois ; elle passe par un maximum au commencement de juin pour régresser rapidement dès les premiers jours de juillet.

Les premiers stades qui leur font suite se manifestent le 11 mai, leur abondance maximale se localisant entre le 2 et le 6 juin. Dès la mi-juin les deuxièmes stades larvaires femelles et mâles (pré-nymphes) sont observés ; leur nombre plafonne à la fin du même mois et les adultes les plus précoces se manifestent chez les deux sexes au cours de la première décade de juillet.

Dès la fin du même mois, le 29, les premières larves mobiles, début de la deuxième génération annuelle, apparaissent à leur tour. Elles se rencontrent en abondance du 12 au 16 août, bien que des jeunes larves actives puissent s'observer encore tout au long du mois de septembre jusqu'aux premiers jours d'octobre.

Durant les mois d'août et de septembre, les populations d'*Unaspis* évoluant

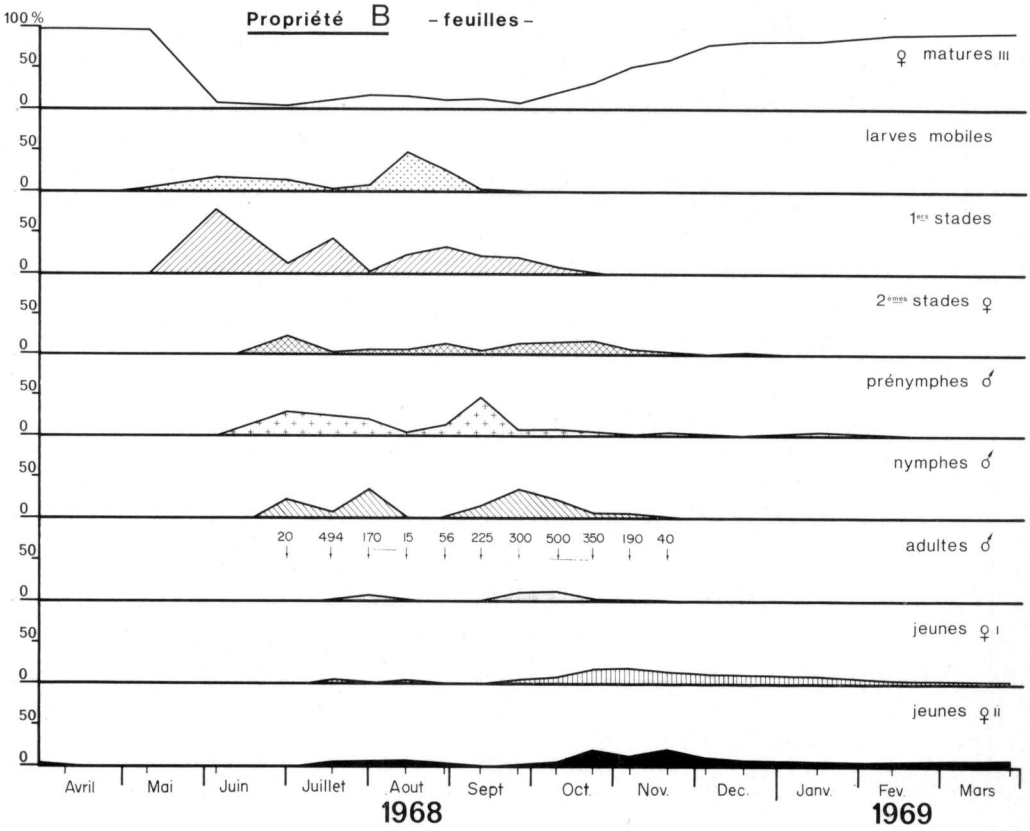

FIG. 11. — *Schéma du cycle évolutif d'*Unaspis yanonensis KUW. *observé sur feuilles d'oranger doux à Beaulieu-sur-Mer* (Propriété B) *à partir du 1er avril 1968 jusqu'au 31 mars 1969*

rapidement, des adultes mâles et des jeunes femelles se retrouvent ensemble au cours de la troisième décade de septembre. A partir de cette époque, si la majorité des femelles évolue encore, devient mature et hiverne ainsi, une fraction non négligeable des femelles adultes, celles apparues le plus tardivement à l'automne, passent l'hiver en tant que jeunes femelles. Leur proportion varie entre 15 et 20 p. 100, les autres stades hivernants étant représentés par des deuxièmes stades larvaires visibles tout l'hiver et des pré-nymphes notées encore fin janvier (fig. 11).

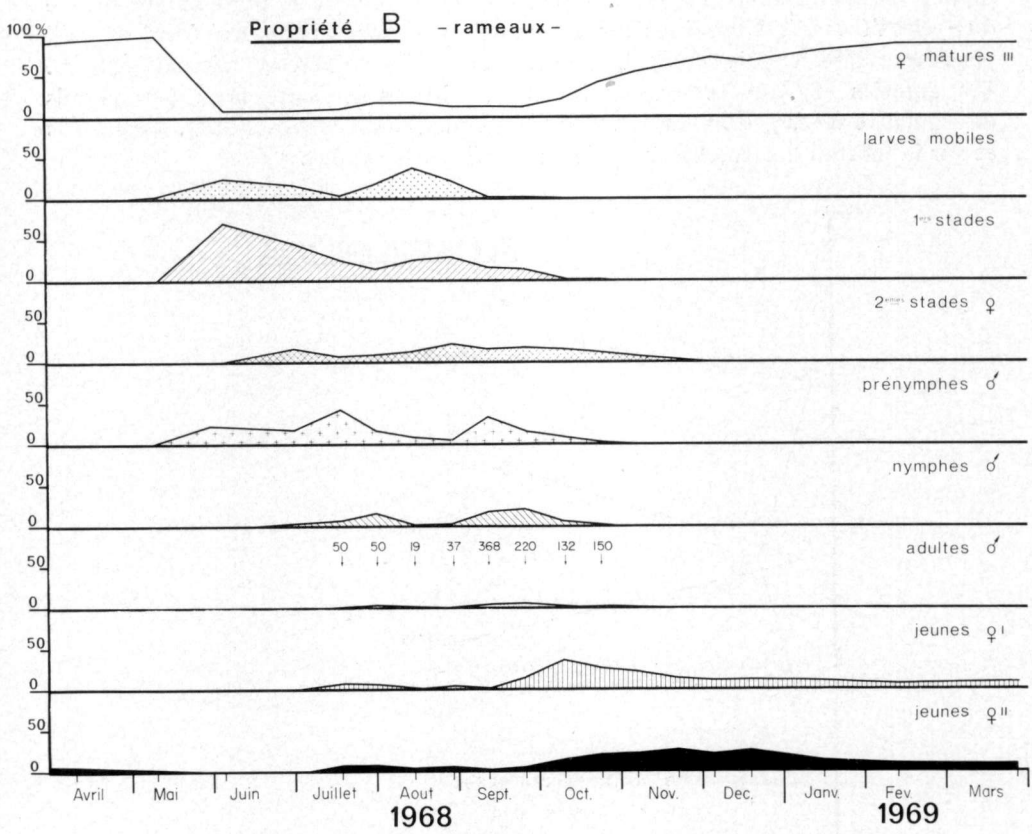

FIG. 12. — *Schéma du cycle évolutif d'*U. yanonensis KUW. *observé sur rameaux d'oranger doux à Beaulieu-sur-Mer* (Propriété B) *à partir du 1er avril 1968 jusqu'au 31 mars 1969*

Suivi dans les mêmes conditions, mais sur rameaux, le cycle évolutif d'*U. yanonensis* ne manifeste aucune différence notable (fig. 12).

De l'ensemble des observations rapportées ci-dessus se dégagent des différences sensibles dans l'évolution d'*Unaspis* en fonction des deux propriétés considérées.

Trois semaines séparent au printemps les dates d'apparition des larves mobiles les plus précoces de la première génération annuelle entre les deux biotopes. Elles se manifestent en effet, en 1968 le 7 avril dans la propriété la plus proche de la mer et le 29 dans l'autre.

Ce décalage se réduit à 12 jours en été au moment de l'émission des larves mobiles

les plus précoces de la première génération annuelle qui se produit respectivement le 17 juillet dans la propriété avoisinant la côte et le 29 juillet dans l'autre.

Bien qu'aucun relevé microclimatique précis n'ait pu être réalisé, les différences enregistrées dans chaque propriété entre les périodes de sortie des deux générations successives d'*Unaspis* dénotent l'existence de conditions climatiques propres à chaque biotope. En particulier, la propriété « B » est soumise à l'influence des vents dominants entraînant des variations, inexistantes dans la propriété « A », dans le rapport température-hygrométrie. Ces variations modèlent la physionomie propre du cycle d'*Unaspis* déterminé dans ses grandes lignes par le climat régional tel qu'il peut être défini selon les données recueillies auprès de la Météorologie nationale (1). Ces données (fig. 13) et les conditions enregistrées en serre nous ont permis de connaître de façon précise l'influence du climat sur l'évolution d'*U. yanonensis* et sur la mortalité naturelle observée en fonction des saisons.

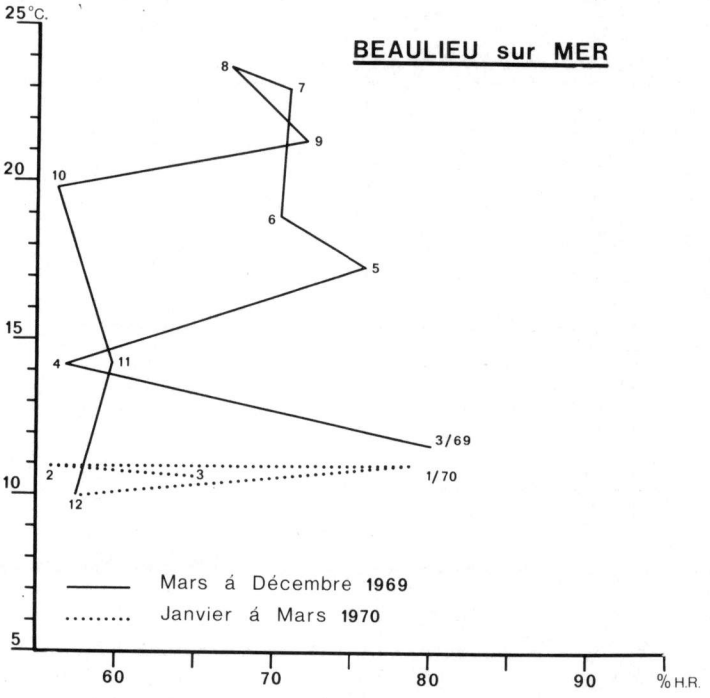

FIG. 13 — *Climatogramme des conditions locales du foyer à Beaulieu-sur-Mer de mars 1969 à mars 1970*

La mortalité naturelle

La mortalité de chaque stade a été notée, lors des différents échantillonnages pratiqués en cours d'année. Les chiffres obtenus accusant de grandes fluctuations, il a été calculé pour une génération donnée et dans les deux biotopes la mortalité

(1) Nous tenons tout spécialement à remercier ici Monsieur JAVILLIEY, ancien ingénieur en Chef de la Météorologie nationale à l'Aéroport de Nice, ainsi que son service, pour l'aide précieuse qu'ils nous ont fournie en nous donnant le libre accès à leurs archives

moyenne propre à chaque stade. Le tableau 5 résume l'ensemble de ces observations.

Nous y constatons une mortalité plus faible des premiers stades en première génération sur les deux lieux d'observations.

TABLEAU 5

*Mortalité moyenne en p. 100 des différents stades successifs d'*U. yanonensis KUW. (Beaulieu, 1968)

			1 St.	2 St.	Fem.	Pré-nymphes	Nymphes	Adultes
Propriété « A »	Feuilles	1re génération	21,68	9,82	8,35	25,08	31,75	18,50
		2e génération	30,96	10,21	9,69	16,47	15,10	5,74
Propriété « B »	Feuilles	1re génération	7,46	26,02	13,88	18,11	12,66	10,21
		2e génération	21,58	18,34	6,40	8,99	14,58	4,77
	Rameaux	1re génération	11,70	38,49	21,14	9,33	12,42	19,60
		2e génération	19,67	27,52	9,38	9,68	11,48	10,80

Pour l'ensemble des stades mâles, la mortalité enregistrée est plus élevée en première génération dans les deux propriétés, aussi bien sur feuilles que sur rameaux.

Les pourcentages des femelles mortes des générations un et deux pour la propriété « A » sont sensiblement identiques sur feuilles. Sur rameaux un accroissement sensible de la mortalité se produit en première génération. Un phénomène comparable a lieu dans la propriété « B » en ce qui concerne les feuilles et les rameaux.

Si l'on considère la mortalité dans son ensemble, elle apparaît plus élevée en deuxième génération quel que soit le biotope. Les chiffres obtenus sont ainsi pour les biotopes « A » et « B » respectivement :

40,77 p. 100 et 42,74 p. 100 en première génération
59,23 p. 100 et 57,26 p. 100 en deuxième génération

Les ennemis naturels

Des ennemis naturels indigènes évoluant aux dépens des cochenilles dans notre région, il n'existe jusqu'à présent qu'un seul parasite à s'être adapté à *U. yanonensis* depuis son introduction ; c'est *Aspidiotiphagus citrinus* CRAW. espèce cosmopolite et polyphage rencontrée comme entomophage de très nombreuses diaspines.

Les individus concernés par l'attaque de cet Hyménoptère *Aphelinidae* sont toujours les prénymphes mâles et les deuxièmes stades femelles à l'exclusion des femelles adultes dotées d'un bouclier par trop dur et rigide. Le pourcentage d'individus attaqués par *A. citrinus* reste faible toute l'année (fig. 14). De 2 à 4 p. 100 seulement de la population totale de cochenilles est parasitée par l'Aphelinide et l'augmentation du taux de parasitisme constaté à partir de l'automne est due à

l'artifice suivant. Toutes les branches entourant la charpentière sur laquelle s'effectuent les observations ayant été traitées les individus d'*A. citrinus* se sont concentrés sur la population d'*Unaspis* fixée sur la seule branche épargnée par l'application insecticide. Le pourcentage de cochenilles attaquées passe ainsi successivement dans ce cas de 8 p. 100 à la fin de septembre à 32 p. 100 en octobre pour atteindre 42

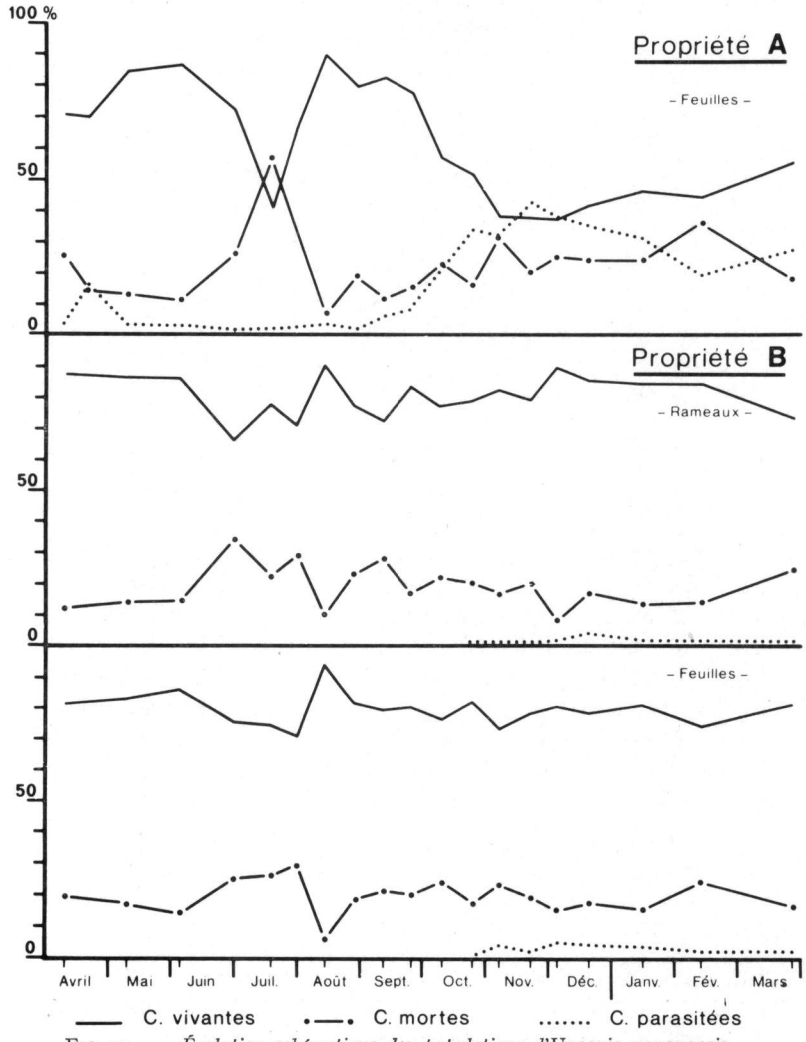

FIG. 14. — *Évolution schématique des populations d'*Unaspis yanonensis *à Beaulieu-sur-Mer compte tenu de la mortalité naturelle et du parasitisme depuis le 1er avril 1968 jusqu'au 31 mars 1969*

p. 100 en novembre avant de se stabiliser aux environs de 25 p. 100 ensuite tout au long de l'hiver.

Outre ce parasite sans intérêt pratique, il y a lieu de signaler également la présence sporadique de larves et d'adultes de coccinelles polyphages tels que *Lindorus lophantae* et *Chilocorus bipustulatus* se nourrissant principalement de mâles.

Mais jusqu'à ce jour aucun des ennemis naturels rencontrés n'a manifesté dans les conditions du foyer de Beaulieu un intérêt pratique suffisant pour qu'il puisse être compté comme un facteur de réduction des populations d'*Unaspis*.

VI. — CONCLUSION

Au cours de cette étude sur *U. yanonensi* KUW., réalisée dans le foyer de Beaulieu-sur-Mer et parallèlement en serre, le désir de préciser le caractère nocif de l'insecte nous a amenés à essayer de lier les divers types de dégâts constatés à la présence d'un nombre déterminé d'individus sur telle ou telle partie du végétal sans vouloir procéder pour autant à une étude écologique quantitative en vue d'estimer à un moment donné l'importance des populations.

Au niveau de la feuille, les actions locales, telles que des nécroses plus ou moins importantes dues à de faibles concentrations de cochenilles, peuvent être enregistrées dans tous les cas pour une même densité d'*Unaspis*. Mais à mesure que les populations augmentent, divers facteurs, la variété, l'âge des arbres, les conditions de culture, interviennent pour modifier la réaction des *Citrus* à la présence d'*Unaspis*. Nous avons vu, par exemple, qu'une densité de l'ordre de 10 à 15 femelles adultes entraînant des nécroses d'une portion plus ou moins vaste du limbe d'arbres âgés, arrêtait, par contre, toute croissance de la part de jeunes bigaradiers de trois ans.

Si les résultats obtenus sur des plants de *Citrus* en serre ne sont donc pas tous transposables à des arbres adultes évoluant en plein air, nous avons vu cependant que l'évolution des infestations, comme leur composition et leur répartition à l'échelle de l'arbre étaient identiques, leurs niveaux restant toutefois différents.

La nocuité spécifique de l'insecte, que nous avons essayé de préciser, jointe à la rapidité de son développement, due à l'existence constante dans le foyer de deux générations annuelles, donnent à la multiplication d'*Unaspis*, en l'absence de mortalité naturelle suffisante et d'entomophages indigènes efficaces, le caractère que nous lui connaissons.

C'est pour essayer d'atténuer celui-là qu'un programme de lutte biologique a été entrepris en utilisant les possibilités actuelles offertes par la station d'Antibes de multiplier différentes cochenilles pour la production de divers entomophages.

Ce programme est axé sur la recherche d'espèces efficaces dans les conditions de la Côte d'Azur et du bassin méditerranéen parmi la gamme des ennemis naturels actuellement connus en Extrême-Orient, au Japon notamment.

Reçu pour publication en février 1972.

SUMMARY

NOTES ON *UNASPIS YANONENSIS* KUW. (*HOMOPTERA DIASPIDINAE*) IN THE « ALPES-MARITIMES »

Since its introduction in A. M., *Unaspis yanonensis* has slowly increased the size of its area. The Coccid settlement induces leaves-necrosis, and the specific harmfulness is very high.

The sex-ratio varies with generations. In the first one the male number is 2.5 to 3 times as many as the female and in the second generation it is about 1.6 times.

The specific comportment of the crawlers has been studied, to know the formation and the distribution of the infestations : male crawlers bunch together on the lower face of the leaves, where are very high densities ; female crawlers scatter to settle on the lower face of the leaves, but also on the upper face and on the branches.

At Beaulieu-sur-Mer, there are two generations : the crawlers of the first generation come out during april and the crawlers appearance of the second generation occures in july. Natural mortality is low and indigenous enemies are inefficient.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BALACHOWSKY A. S., 1954. Les Cochenilles paléarctiques de la tribu des Diaspidini. *Mém. Sci. Inst. Pasteur*, 293-294.

COMMEAU J., SOLA E., 1964. Une nouvelle Cochenille des Agrumes sur la Côte d'Azur. *Phytoma*, **16** (158), 49-50.

MILAIRE H.-G., 1970. *Contribution à l'étude du peuplement d'un végétal par* Quadraspidiotus perniciosus COMST. (Homoptera-Coccidae) *et à l'influence de ce dernier sur son hôte.* Thèse Fac. Sci. Lyon, 70 p.

MURAKAMI Y., 1970. A review of biology and ecology of Diaspine scales in Japan (*Homoptera, Coccoidea*). *Mushi*, **43** (7), 65-114.

ONILLON J.-C., 1969. A propos de la présence en France d'une nouvelle espèce d'Aleurode nuisible aux *Citrus Aleurothrixus floccosus* MASKELL (*Homopt. Aleurodidae*). *C. R. Acad. Agric.* Fr., **55** (13), 937-941.

ONILLON J.-C., ONILLON J., TOMASSONE R., 1971. Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'Homoptères inféodés aux Agrumes. I. Estimation de la surface d'une feuille en fonction de ses deux plus grandes dimensions. *Ann. Zool. Écol. anim.* **3** 183-193.

PUSSARD R., 1953. A propos de la présence en France de *Dialeurodes citri* RIL. et HOW. (*Hom. Aleurodidae*). *C. R. Acad. Agric.*, Fr., **39** (4), 199-201.

SOLA E., 1970. Mise au point de moyens de lutte contre la cochenille « *Unaspis yanonensis* ». *Phytoma*, **22** (217), 19-22.

Ann. Zool. - Ecol. anim., 1972, **4** (2), 213-227.

BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DE *CHRYSOPA PERLA* (L.) (*NEUROPTERA, CHRYSOPIDAE*) EN FONCTION DE L'ALIMENTATION IMAGINALE

R. PHILIPPE

Laboratoire d'Entomologie,
U. E. R. de Biologie expérimentale,
118, Route de Narbonne, 31 - Toulouse

RÉSUMÉ

Lorsque les imagos de *Chrysopa perla* (L.) sont nourris de Pucerons, la maturité sexuelle est atteinte en 5 jours. L'étude de la répartition de l'accouplement et de la ponte dans le cycle journalier fait apparaître une activité continue, cependant principalement diurne. Les femelles qui se sont accouplées une seule fois avec les mâles pondent une quantité d'œufs variable d'un individu à l'autre.

Lorsque la femelle reste vierge, la ponte est très réduite ; la production ovarienne est toutefois importante, mais la femelle consomme une grande partie de ses œufs par auto-oophagie.

Un régime glucidique pur n'assure pas la maturation des organes génitaux de la femelle, mais permet un développement irrégulier et partiel de ceux du mâle.

L'adjonction de pollen est sans action sur le potentiel reproducteur de la femelle. Par contre, avec cette amélioration du régime, une partie de la population des mâles peut donner à des femelles convenablement nourries une descendance. Toutefois, cette dernière est toujours réduite, car la stimulation provoquée lors de l'accouplement avec ces mâles carencés est incomplète.

INTRODUCTION

La reproduction des Chrysopides est en général peu connue. Seuls quelques aspects en ont été abordés par divers auteurs, tels, par exemple : le mode de ponte particulier des femelles qui a fait l'objet de descriptions détaillées sur *Chrysopa septempunctata* WESM. et *Ch. formosa* BRAUER (PRINCIPI, 1949), l'accouplement (KIMMINS, 1932 ; TOSCHI, 1965), les séquences de la pariade dans le genre américain voisin *Meleoma* (TAUBER, 1969), la ponte des femelles vierges (SMITH, 1922), etc. Les relations de l'alimentation et de la fécondité n'ont été étudiées que pour *Chrysopa carnea* STEPHENS ; cette espèce holarctique, largement répartie, est la plus fréquente des Chrysopes dans les cultures. L'intérêt qu'on lui porte dans les perspec-

tives de lutte intégrée lui a valu des études, notamment de ses besoins alimentaires : on sait qu'à l'état imaginal cette espèce se passe fort bien de proies aphidiennes (HAGEN, 1950 ; FINNEY, 1948 ; HAGEN et TASSAN, 1966 ; SUNDBY, 1967). A l'inverse de *carnea*, *Chrysopa perla* (L.), espèce paléarctique assez répandue (ZELENY, 1965) est aphidiphage à l'état imaginal. Il nous a semblé utile de préciser quelques points de la biologie d'une telle espèce, particulièrement l'influence de la nourriture sur l'accouplement et la ponte.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les Chrysopes utilisées proviennent d'une souche polyvoltine de *Ch. perla* entretenue au laboratoire. Les larves sont élevées isolément pour éviter le cannibalisme. Elles reçoivent une nourriture constituée de plusieurs espèces de pucerons : *Myzus persicae* (SULZER), *Acyrthosiphon pisum* (HARRIS) et *Macrosiphum euphorbiae* (THOMAS).

Les conditions expérimentales sont les suivantes : la température est de 20 ± 0°,5C, l'humidité relative est de 60 à 80 p. 100, l'éclairement est de 3 000 lux environ assuré par des tubes fluorescents pendant une durée de 16 heures par jour. Les adultes testés sont séparés ou élevés par couples dans des boîtes transparentes de 900 à 1 300 cm^3, aérées sur le dessus par une grille à maille fine. Ils ont à leur disposition un godet contenant un morceau de coton imbibé d'eau distillée. La nourriture est constituée suivant les cas :

— des pucerons utilisés pour les larves,
— ou de miel pur étalé sur une languette de papier filtre,
— ou de miel additionné d'une égale quantité de pollen, distribué de la même façon.

L'accouplement est contrôlé de la manière suivante : chaque mâle supposé mûr a son extrémité abdominale enduite de poudre fluorescente avant d'être mis en présence d'une femelle. Après un séjour n'excédant pas 48 heures, la femelle est examinée en lumière ultra-violette. Seules les femelles dont la plaque sous-génitale présente une fluorescence caractérisée sont considérées comme s'étant accouplées. Lorsque l'expérience est terminée et si besoin est, on contrôle l'état de réplétion de la spermathèque après dissection et écrasement entre lame et lamelle dans du Ringer.

Les études histologiques ont été faites sur pièces fixées au Bouin alcoolique, les coupes colorées selon les méthodes topographiques usuelles.

I. — LA REPRODUCTION AVEC UN RÉGIME APHIDIPHAGE

1. — *Maturation du mâle*

A l'émergence du cocon, le mâle n'est pas apte à la reproduction. Avant la mue nymphale, soit 8 jours environ après le tissage du cocon, il n'y a pas encore de gamètes dans les testicules ; il n'y apparaissent qu'après cette mue et restent en touffe compacte jusqu'à la mue imaginale (PHILIPPE, 1970 *b*).

La maturation de l'imago s'accompagnera de l'individualisation des spermatozoïdes et de leur migration dans la vésicule séminale. On peut également suivre la maturation sexuelle en observant les modifications d'activité de la glande annexe, dont la complexité et le mode de fonctionnement sont donnés par ailleurs (PHILIPPE, 1972) ; disons simplement ici que la glande annexe mâle comporte 7 paires de poches, notées de A à G ; les diverses sécrétions se distinguent aisément après coloration à l'azan.

Quelques heures après l'émergence.

A ce stade, les lumières de tous les diverticules de la glande annexe sont bien visibles. Le cytoplasme des cellules sécrétrices est dense. Une sécrétion s'accumule déjà au sommet de ces cellules, c'est-à-dire à proximité de la lumière des différentes poches formant ainsi un liseré continu très colorable. Un début de sécrétion se distingue dans les cavités A et B. Dans le diverticule A, la sécrétion se présente sous forme de plaquettes polygonales tandis qu'en B, les gouttelettes sont plus fines ce qui donne un aspect plus fluide.

Un jour après l'émergence.

La poche C contient à son tour un produit coloré en bleu à l'azan et d'aspect assez fluide, qui remplit la partie antérieure de la lumière. A fort grossissement, la sécrétion apparaît comme étant formée d'une multitude de microgouttelettes bleues et d'une quantité bien moindre de gouttelettes de taille plus grande, colorées en rouge par l'azocarmin. Les plaquettes polygonales de sécrétion du diverticule A se sont fusionnées en une masse uniforme et compacte très colorable en rouge. La sécrétion de B devient plus abondante ; elle se différencie en deux produits : une sécrétion formée de microgouttelettes qui peuvent rester individualisées ou s'agglomérer pour former des travécules ; en plus, les cellules sécrétrices de ce diverticule, comme celles de la poche A, fabriquent des plaquettes polygonales de sécrétion qui s'unissent vite et forment une sorte de gangue ou coque discontinue autour de la première sécrétion. Dans les autres diverticules, un début de sécrétion apparaît. Mais la lumière des diverses cavités n'a pas visiblement augmenté de volume.

Deux jours après l'émergence.

La lumière de la poche C est entièrement remplie par la sécrétion. Les granules colorés en rouge par l'azocarmin se montrent en plus grand nombre. Quelques gouttelettes de sécrétion commencent à bourgeonner à partir de l'apex des cellules bordant la vésicule séminale. Aucun changement bien apparent par rapport au stade précédent n'a été noté dans les autres diverticules.

Trois jours après l'émergence.

Une sécrétion d'aspect granuleux apparaît dans le diverticule A ; elle se trouve entourée par la coque déjà citée. Le produit de C prend une teinte violacée car il y a, à ce stade un mélange de quantités égales de microgranules bleus et rouges, ce qui indique la présence de deux types de composés. La poche F se remplit d'une sécrétion granuleuse dont les microgoutellettes ont une disposition réticulée. Dans les autres diverticules, la sécrétion devient plus abondante. La vésicule séminale contient à la fois un liquide assez fluide et des grosses gouttelettes colorées en brun par l'hématoxyline de Groat, ce qui caractérise une nature glycoprotéique. La vésicule séminale de l'un des mâles fixés renferme déjà quelques spermatozoïdes. Ainsi, la migration des gamètes mâles peut commencer à partir du troisième jour de la vie imaginale. La cavité D est remplie dans sa partie supérieure d'une sécrétion finement granulée, colorée en bleu, et dans sa partie postérieure d'un produit d'aspect plus compact, coloré en rouge clair. Ce type de sécrétion se retrouve dans les cavités B, E et G.

Quatre jours après l'émergence.

La glande annexe atteint sa taille maximale. Les lumières des diverticules sont très élargies et entièrement remplies par les diverses sécrétions qui permettent ensuite la formation du spermatophore lors de l'accouplement. Trois mâles sur quatre ont leur vésicule séminale contenant des spermatozoïdes. Un mâle sera dit sexuellement mûr quand ses vésicules séminales sont pleines et lorsque toutes les poches de la glande annexe renferment une forte quantité des différentes sécrétions. Ainsi, à ce jour, les mâles sont en majorité sexuellement mûrs.

Cinq jours après l'émergence.

Tous les mâles ont achevé leur maturité sexuelle et sont physiologiquement aptes à l'accouplement.

2. — *Maturation de la femelle*

La morphologie et l'histologie des ovaires de *Ch. perla* ont été étudiées par GROSS (1903). Nous examinerons ici le développement des ovocytes au cours de la période de maturation sexuelle imaginale sans aborder l'étude de leur différenciation ; cette dernière, tout comme la différenciation des spermatozoïdes, se réalise entièrement durant la vie larvaire (PHILIPPE, 1970 *b*). Rappelons que l'appareil génital femelle est pourvu d'une unique glande annexe de très grande taille.

Quelques heures après l'émergence.

A la base de chaque ovariole, on distingue un ovocyte bien formé, alors que les ovocytes de rang supérieur sont encore très petits.

Un jour après l'émergence.

Les cellules folliculeuses et les cellules nourricières ou trophocytes reprennent leur activité mitotique. A ce stade, les ovocytes basilaires, comme ceux de rang supérieur, augmentent de taille de façon très nette, mais leur cytoplasme ne présente pas encore de gouttelettes de vitellus. La glande annexe est plissée ; sa taille est de 1,8 mm environ. La lumière du réservoir n'est pas encore visible.

Deux jours après l'émergence.

Les ovocytes continuent à augmenter de taille. Chez trois femelles sur quatre, les ovocytes basilaires présentent un début de vitellogenèse caractérisé par de nombreuses granulations de petite taille qui apparaissent à la périphérie du cytoplasme. Chez ces femelles, la glande annexe a commencé à sécréter un peu de mucus.

Trois jours après l'émergence

La presque totalité des ovocytes basilaires est à un stade avancé dans la vitellogenèse. Leur cytoplasme est envahi sur une large bande périphérique par des

plaquettes vitellines. Autour du noyau, le cytoplasme est encore dense. La glande annexe contient une grande quantité de sécrétion ; elle s'est élargie et allongée. L'oviducte commun a aussi sécrété une substance colorée en bleu à l'azan, indice de la présence de mucopolysaccharides acides.

Quatre jours après l'émergence.

Le chorion commence à se déposer autour des premiers ovocytes. La dégénérescence des cellules folliculeuses et nourricières débute à ce moment. La répartition des plaquettes vitellines se révèle plus homogène dans le cytoplasme des ovocytes basilaires. La vitellogenèse atteint les ovocytes de rang supérieur. Les sécrétions de la glande annexe et de l'oviducte apparaissent plus importantes. Des modifications s'observent également au niveau d'une paire de glandes ramifiées (*glandes digitiformes*) débouchant dans la chambre génitale en même temps que la glande annexe ; les tubules digitiformes augmentent de taille et leurs cellules marginales présentent à l'apex une sécrétion bien visible.

Cinq jours après l'émergence.

Les cellules folliculeuses et les trophocytes accompagnant les ovocytes mûrs ont dégénéré. Le chorion est complètement formé. Certains ovocytes mûrs sont déjà descendus dans les oviductes pairs. A ce stade, l'abdomen de la femelle est volumineux. La glande annexe possède maintenant sa taille maximale : elle a de 3 à 4 mm de long et sa largeur est nettement plus importante qu'aux stades précédents.

En définitive, la maturation sexuelle de la femelle de *Ch. perla* dure en moyenne cinq jours à 20°C. La vitellogenèse débute au cours de la deuxième journée après l'émergence. Les cellules sécrétrices de la glande annexe ont un fonctionnement synchrone de cette vitellogenèse et leur activité est continue. On remarque aussi que la présence des ovocytes basilaires mûrs dans les ovarioles n'entraîne pas l'inhibition de la maturation des ovocytes d'ordre supérieur. La vitellogenèse est donc de type continu.

3. — *L'accouplement dans le cycle journalier*

Les Chrysopes sont généralement considérées comme ayant une activité principalement crépusculaire ou nocturne ; or *Ch. perla* est l'une des espèces que l'on rencontre assez fréquemment de jour. Nous avons voulu déterminer pendant quelle phase du cycle journalier se situe l'accouplement. On dispose de peu de renseignements à ce sujet ; néanmoins, TOSCHI (1965) a observé des accouplements de *Ch. carnea*, soit le matin, soit le soir et cet auteur a pu obtenir l'accouplement de *Ch. nigricornis* BURMEISTER en lumière rouge très atténuée. De plus, les élevages semi-industriels de *Ch. carnea* entrepris aux U. S. A. sont faits en lumière réduite continue, ce qui ne pose pas de problèmes particuliers pour la reproduction (FINNEY, 1950).

Mâles et femelles sont élevés séparément jusqu'au cinquième jour. Chaque femelle est ensuite mise en présence de deux ou trois mâles du même âge ou plus

âgés, au début de la phase lumineuse. L'extrémité abdominale des mâles mûrs a été préalablement marquée avec de la poudre fluorescente. Quatre heures plus tard, les femelles sont prélevées et examinées en lumière ultra-violette. Celles qui se sont accouplées sont isolées tandis que les autres sont remises en expérience durant quatre heures et ainsi de suite. Les résultats portant sur 51 accouplements sont répartis sur les quatre quarts de la phase lumineuse et sur la phase obscure (de 8 h) (fig. 1). Ils montrent que 70 p. 100 des accouplements se produisent pendant la phase lumineuse. Les autres ont lieu pendant la nuit.

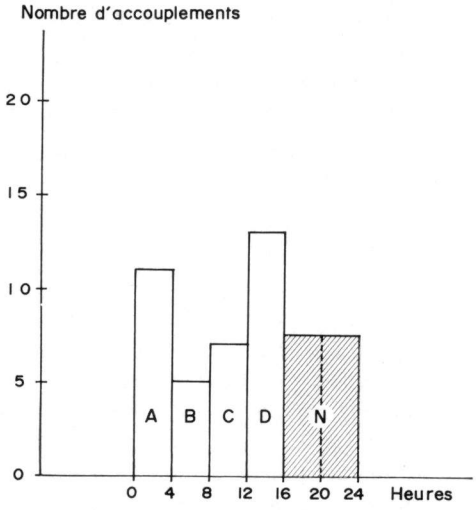

FIG. 1. — *Répartition des accouplements dans le cycle journalier* (voir tabl. 1)

Cependant, les conditions expérimentales sont assez brutales, principalement par le fait qu'il n'existe aucune transition entre la phase lumineuse et la phase obscure ; un éventuel effet de crépuscule ne peut donc se manifester. On constate toutefois que *Ch. perla* peut s'accoupler de jour comme de nuit, avec une nette préférence pour le début et la fin de la phase lumineuse (47 p. 100).

4. — *Rythme de ponte*

Pour contrôler le rythme de ponte au cours de la journée, on observe 6 couples élevés séparément. L'expérience commence deux jours après le début de la ponte, afin que celle-ci se soit régularisée et dure 5 jours. On dénombre les œufs à la fin de chaque quart de la phase éclairée et à la fin de la phase obscure.

Les résultats enregistrés durant les différentes parties de la journée sont groupés dans le tableau 1. On note que la ponte de *Ch. perla* est essentiellement diurne. Toutefois, la ponte ne s'arrête presque jamais totalement.

Comme pour le cas précédent, un éventuel effet crépusculaire ne peut se manifester. Cependant, on remarque que *Ch. perla* dépose un nombre maximum d'œufs durant la seconde moitié de la phase lumineuse.

TABLEAU I

Répartition de la ponte de 6 femelles durant la journée

	A	B	C	D	N	Total
Nombre moyen d'œufs déposés par femelle	2,6	1,2	10,3	6,8	2,3	23,3
	11,3	5,3	44,4	29,2	9,8	100
P. 100	16,6		73,6			
	90,2					

A : premier quart de la phase lumineuse. B : deuxième quart. C : troisième quart. D : quatrième quart. N : phase obscure.

5. — *Fécondité de la femelle fertilisée*

Les femelles normalement fécondées déposent des œufs pédicellés, l'expulsion d'une goutelette de mucus à l'occasion de la ponte de chaque œuf étant conditionnée par un accouplement réussi (PHILIPPE, 1970 *a*). Dans nos conditions d'élevage et de contrôle de la ponte limitée à 15 jours, une femelle stimulée et fertilisée à la suite d'une copulation normale dépose en moyenne 23,7 ± 3,5 œufs par jour (intervalle de confiance au seuil de 5 p. 100). La fécondité totale est toutefois assez fluctuante en raison des écarts considérables que l'on enregistre pour la durée de la ponte ; en effet, une femelle peut pondre pendant 40 jours et même dans quelques cas plus de 70 jours.

Dès le dépôt des œufs le cinquième jour, les femelles sont séparées des mâles. Leur fécondité et leur fertilité (nombre de larves écloses) sont suivies simultanément. La durée d'utilisation du stock spermatique contenu dans la spermathèque après un seul accouplement se traduit en pratique par l'intervalle de temps compris entre la ponte du premier œuf fertile et celle du dernier œuf fertile. Dans ces conditions la durée de la ponte d'œufs fertilisés est égale en moyenne à 24 jours avec des variations considérables, puisqu'elle va, dans l'échantillon de 13 femelles testées, de 6 à 41 jours. L'utilisation du stock spermatique déposé par le mâle ou le stock lui-même est donc très variable suivant les individus. L'origine de cette variation n'est pas encore connue.

La femelle pondeuse peut réagir de diverses manières à l'épuisement des réserves spermatiques. On peut distinguer schématiquement trois types de réactions :

— Dans un premier groupe de Chrysopes (représentant 38 p. 100 environ des cas), la durée moyenne de la ponte normale est de 11 jours, pendant lesquels les femelles ont déposé en moyenne 224 œufs chacune. L'arrêt de la ponte est brutal et total. L'abdomen de ces femelles se dilate sous le nombre croissant d'ovocytes

qui continuent à mûrir régulièrement. Ces femelles meurent bientôt, avec un abdomen distendu, les centres vitaux comprimés par les ovaires et les conduits génitaux obstrués. On peut penser que le stock spermatique a été épuisé rapidement.

— Dans un deuxième groupe (38 p. 100 des cas), les femelles continuent à pondre des œufs stériles après épuisement du stock spermatique ; la fertilité baisse donc brutalement, mais la stimulation produite par l'accouplement persiste et la fécondité quotidienne reste la même ou devient légèrement inférieure : la ponte dure en moyenne 30 jours, le nombre moyen d'œufs déposés est de 578.

— Chez les femelles du troisième groupe (24 p. 100 des cas), la fertilité baisse lentement et la fécondité reste la même. La durée moyenne de la ponte est alors de 34 jours, le nombre moyen d'œufs déposés est de 778.

Stimulation de la ponte et fertilisation des œufs sont donc deux conséquences de la copulation qui ne sont pas étroitement associées. Des résultats précédents, on peut déduire que la stimulation est complètement éliminée lorsqu'il y a épuisement rapide du stock spermatique. Par contre elle persiste lorsque l'épuisement de ce stock est plus lent, vraisemblablement lorsque le stock spermatique initial était plus important.

Remarquons aussi qu'un seul accouplement est suffisant pour assurer toute la ponte de certaines femelles. Toutefois, lorsque le stock spermatique arrive à épuisement assez rapidement, la femelle accepte le mâle une deuxième fois ; dans ces cas, le nombre de copulations ne dépasse pas deux. Il en est de même pour *Ch. formosa* BRAUER : PRINCIPI (1949) rapporte qu'un seul accouplement s'avère suffisant pour fertiliser tous les œufs d'une femelle ; néanmoins celle-ci peut occasionnellement s'accoupler plusieurs fois. Chez *Ch. perla*, si l'accouplement ne déclenche pas une ponte normale, la femelle reste alors réceptive. Cependant, elle refuse absolument les avances du mâle après quelques accouplements non stimulants. Mais nous n'avons pas observé d'accouplements répétés tels que les signale SMITH (1922) au sujet de *Ch. nigricornis*.

6. — *Fécondité des femelles vierges*

On sait depuis les travaux de SMITH (1922) que les femelles vierges de *Ch. oculata* (SAY) sont capables de pondre ; cependant, leurs œufs ne sont pas pédicellés et sont toujours stériles. *Ch. perla* manifeste dans ce cas des troubles divers que nous avons tenté de caractériser en étudiant des femelles vierges pendant leur vie imaginale.

Les femelles sont isolées dès l'émergence. Elles reçoivent la même nourriture que les femelles fécondées. La ponte est notée chaque jour. Le nombre des œufs déposés par chaque femelle est en moyenne de $2{,}1 \pm 1{,}1$ œufs par jour. La fécondité *apparente* d'une femelle vierge est donc beaucoup moins importante que celle des femelles fécondées (fig. 2). De plus, le délai nécessaire à l'apparition du premier œuf dans la cage d'élevage est considérablement allongé : il est en moyenne de $10 \pm 2{,}0$ jours. Enfin, les œufs des femelles vierges sont très irrégulièrement pédicellés ; on distingue à ce sujet trois types de ponte dans un lot de 25 femelles :

— 11 femelles vierges (44 p. 100) commencent par déposer des œufs totalement libres, sans trace de pédicelle ; par la suite, la ponte comporte des œufs pédicellés ou collés directement sur le support par une gouttelette de mucus.

— 9 femelles (36 p. 100) ne pondent que des œufs dépourvus de pédicelle ou seulement pourvus d'une trace de mucus insuffisante pour les coller au support.

— 5 femelles (20 p. 100) déposent d'abord des œufs pédicellés ; plus tard, la ponte peut renfermer des œufs simplement collés par une gouttelette de mucus ou des œufs qui en sont dépourvus.

Ainsi la ponte des femelles vierges se caractérise par une grande irrégularité dans le nombre des œufs réellement déposés, ainsi que dans la quantité du mucus qui accompagne l'expulsion de chaque œuf.

S'il y a un retard considérable dans le dépôt du premier œuf, ainsi qu'une très faible fécondité, on ne peut imputer ceci à un défaut de maturation des ovocytes. En effet, les ovarioles des femelles vierges contiennent des ovocytes parfaitement formés et chorionnés ; à ce stade, les potentialités reproductrices de ces femelles sont donc les mêmes que celles des femelles fécondées. En l'absence d'accouplement,

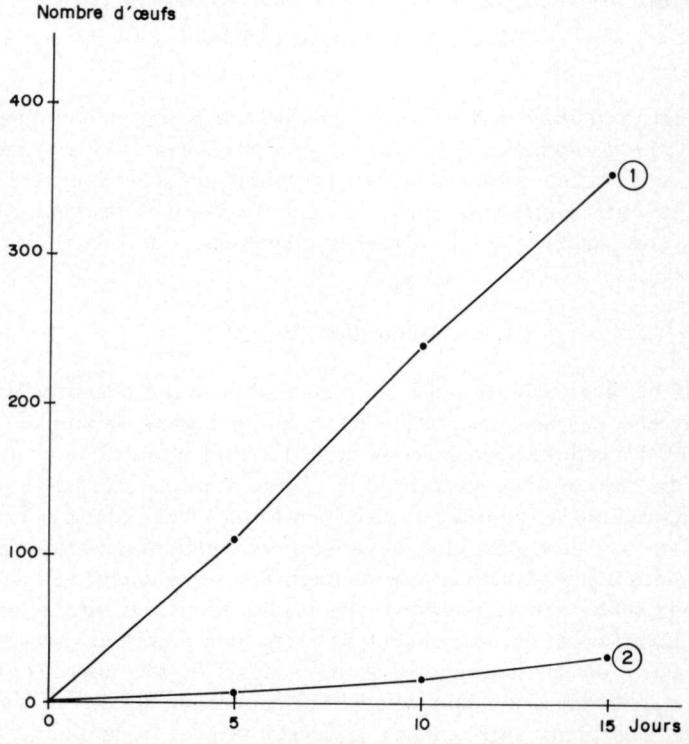

FIG. 2. — *Courbes cumulatives des pontes moyennes des femelles fécondées* (1) *et des femelles vierges* (2) *à compter du jour de dépôt du premier œuf*

il y a rétention des ovocytes mûrs qui sont émis en nombre réduit. De plus, il est difficile de connaître avec précision ce nombre, car les femelles vierges de *Ch. perla* pratiquent fréquemment l'*auto-oophagie*. Il n'est pas rare que les femelles vierges consomment leurs œufs comme l'ont noté de nombreux auteurs depuis RIPLEY (1917). La femelle recourbe ventralement son extrémité abdominale jusqu'à sa bouche, retire avec ses pièces buccales l'œuf qui est engagé entre les valves génitales, puis le mange.

Indépendamment de la récupération de matières nutritives qu'elle permet, cette oophagie a de plus une incidence importante sur la mobilité et la longévité des femelles. Ainsi, après 20 jours d'isolement, les femelles vierges testées ne sont plus du tout dans le même état physiologique et n'ont plus la même vitalité. Les unes ont un abdomen de taille normale, malgré une ponte apparente réduite ; elles sont capables de voler ; elles se déplacent aisément et ont en tous points une activité motrice comparable à celle des femelles fécondées. Par contre, les autres femelles ont un abdomen très dilaté et sont incapables de voler ; leurs œufs visibles sont abandonnés sur le plancher de la cage contre lequel leur abdomen frotte en permanence. Arrivées à cet état, elles ne tarderont pas à mourir.

II. — INFLUENCE DU RÉGIME ALIMENTAIRE SUR LA REPRODUCTION

Dans la nature, l'alimentation des imagos de *Ch. perla* semble dépendre obligatoirement de proies animales. Néanmoins, on a pu constater en élevage que miel et pollen leur assurent une ration d'entretien pendant une assez longue durée. Nous avons voulu en outre voir dans quelle mesure ces régimes peuvent conserver à l'un des sexes une partie de son potentiel reproducteur.

1. — *Maturation du mâle*

Lors de la vie imaginale du mâle, un régime alimentaire constitué uniquement de miel ne favorise pas une maturation normale des organes génitaux (fig. 3). Le fonctionnement des cellules sécrétrices se montre réduit et entraîne un remplissage seulement partiel des diverses poches de la glande annexe. Ceci laisse penser que le futur spermatophore ne pourra pas être bien formé. Aussi, dans la majorité des cas (10 mâles sur 14), ce régime glucidique empêche l'individualisation des spermatozoïdes et aboutit à une absence totale de migration des gamètes vers les vésicules séminales. Deux mâles sur 14 possèdent des poches séminales bien remplies, mais les différents diverticules ne contiennent pas tous une sécrétion, d'où les malformations ultérieures du spermatophore. Dans le cas où de tels mâles copulent avec des femelles, il pourrait cependant y avoir insémination directe en l'absence de spermatophore. Chez deux autres mâles, le développement de la glande annexe est apparemment normal ; toutes les poches sont remplies de sécrétion, mais la migration des spermatozoïdes est irrégulière : aussi, les vésicules séminales sont-elles garnies d'un nombre réduit de spermatozoïdes.

L'adjonction d'une certaine quantité de protéines d'origine végétale sous forme de pollen améliore nettement le développement des organes génitaux. Sur 15 mâles étudiés dans ces conditions, 9 (soit 60 p. 100 du lot) sont considérés comme capables de copuler et d'assurer une descendance normale, au vu de l'état de leurs organes génitaux.

2. — *Maturation de la femelle*

Le miel pur ne permet pas la maturation sexuelle chez la femelle de *Ch. perla*. L'apport de pollen à la ration n'améliore pas non plus le développement des gonades. Dans les deux cas, les coupes réalisées révèlent une absence totale d'activité mitotique dans les cellules folliculeuses et les cellules nourricières. Le cytoplasme des ovocytes reste dense, à l'exception d'une seule femelle (sur 10) alimentée avec miel et pollen chez laquelle on distingue une vitellogenèse anormale au sein d'un seul ovocyte ; dans celui-ci, se trouvent quelques plaquettes vitellines de très grande taille. Les ovaires, dans les autres cas, conservent leur taille originelle, indice d'une totale absence d'activité physiologique dans les ovarioles.

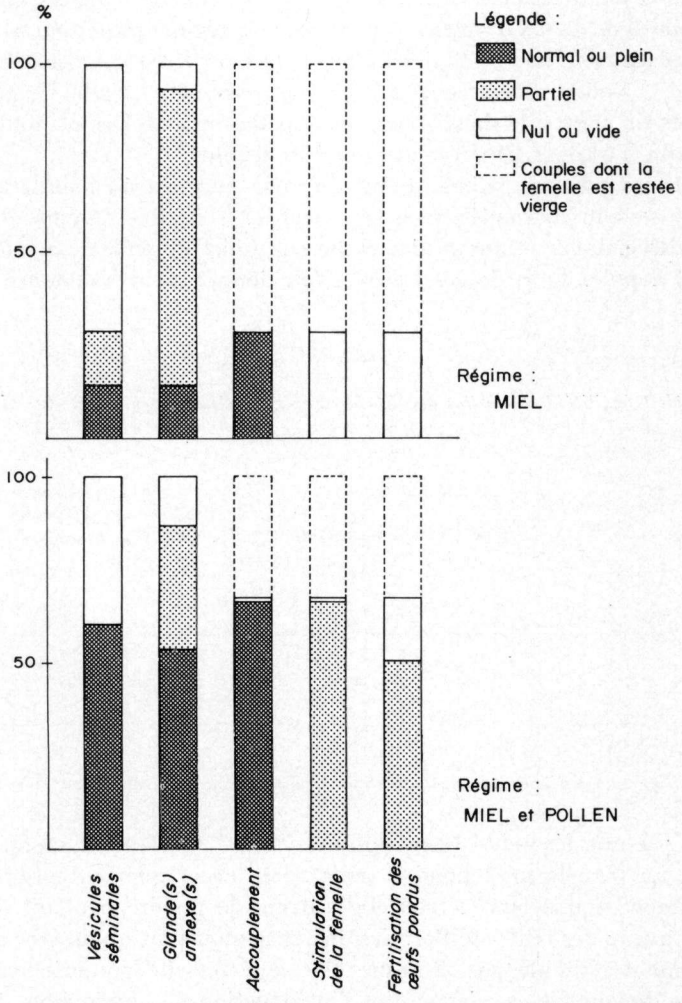

FIG. 3. — *Influence de l'alimentation sur les composants du potentiel reproducteur mâle chez* Chrysopa perla (*L.*)

Par contre, la glande annexe de certaines femelles nourries tant avec du miel pur qu'avec du miel additionné de pollen, peut sécréter une trace de mucus qui s'avère toutefois inutile en pratique. Cela laisse penser que les cellules sécrétrices de la glande sont légèrement plus sensibles que les trophocytes et les cellules folliculeuses à une faible teneur en protéines de l'hémolymphe.

3. — *Incidence sur le potentiel reproducteur*

Potentiel reproducteur du mâle carencé.

Les potentialités reproductrices des mâles nourris sans Pucerons ne sont pas nulles (fig. 3). Deux lots de mâles ont été isolés dès l'émergence et alimentés avec du miel pur (7 mâles) ou avec du miel et pollen (6 mâles) pendant toute la durée supposée de la maturation sexuelle (5 jours). Puis, chaque mâle est mis en présence d'une femelle âgée de 5 à 6 jours et ayant reçu un régime protéique normal. Chaque couple est placé dans une boîte dans laquelle la nourriture est, selon le cas, du miel pur ou miel et pollen. Les accouplements sont contrôlés à l'aide de poudre fluorescente. Après un séjour de deux jours, les femelles sont isolées et nourries avec des Pucerons afin d'évaluer leur fécondité et leur fertilité.

Dans le premier cas (alimentation du mâle avec du miel pur), 2 mâles sur 7 (28 p. 100) se sont accouplés avec les femelles. Toutefois, aucune de celles-ci ne donne de descendance. Dans le deuxième cas (miel et pollen), 4 mâles sur 6 (67 p. 100) ont copulé. Trois de ces femelles ont donné une descendance (tabl. 2). La

TABLEAU 2

Fécondité et fertilité des femelles accouplées avec des mâles nourris avec du miel et pollen

Femelle	Ponte au			Taux moyen de fertilité (p. 100)	Cadence de ponte (œufs/jour)
	5e jour	10e jour	15e jour		
1	7	32	101	70	6,7
2	50	106	111	75	7,4
3	23	60	85	< 1	5,6
4	24	50	70	0	4,6

femelle n° 4 a une fécondité comparable à celle d'une femelle vierge bien qu'elle ait copulé. La femelle n° 3 pond 2 œufs après l'accouplement dont 1 seulement donne naissance à une larve ; puis elle s'arrête de pondre pendant deux jours et dépose à nouveau des œufs stériles. Ces deux cas montrent qu'un stock spermatique faible ou nul ne stimule pas la ponte chez une femelle potentiellement féconde. Ainsi, l'acte de copulation, c'est-à-dire l'introduction de l'hypovalve dans les voies génitales femelles, accompagné du dépôt du spermatophore imparfait ou vide n'a

pas d'action sur la ponte future. Cela est confirmé par l'observation suivante : à la fin d'un accouplement normalement effectué entre partenaires ayant reçu tous les deux une alimentation complète, la femelle a recourbé son abdomen et a dévoré un granule, vraisemblablement le spermatophore. Par la suite, la femelle isolée du mâle n'a pas déposé d'œufs. Une dissection effectuée 5 jours plus tard montre que la spermathèque de cette femelle est vide.

Potentiel reproducteur de la femelle carencée.

On a vu précédemment que les potentialités de la femelle élevée en l'absence de proies sont nulles.

CONCLUSION

Les adultes de *Ch. perla* ne peuvent pas se reproduire dès l'émergence. Un délai de 5 jours est nécessaire à l'ensemble de la population pour que puissent avoir lieu la copulation et le début d'une ponte normale. Toutefois, les exigences alimentaires des deux sexes sont différentes à ce stade. La femelle a besoin d'une nourriture dans laquelle entrent des protéines d'origine animale, faute de quoi la vitellogenèse n'a pas lieu ; par contre, le mâle acquiert une partie de ses potentialités reproductrices avec un régime constitué exclusivement de miel ou de miel additionné de pollen. Chez une femelle normalement nourrie de Pucerons, un accouplement avec un mâle nourri de miel et de pollen n'entraîne qu'une stimulation partielle de la ponte et une fertilisation réduite des œufs.

D'après ces résultats, on est en droit de se demander quel est le facteur de l'accouplement responsable de la stimulation de ponte. De nombreux travaux concernant d'autres insectes se rapportent à cette question : l'efficacité de la copulation peut résulter de l'insertion d'un spermatophore ou de l'acte copulatoire lui-même (ces deux cas sont valables chez la plupart des insectes), ou bien de la présence des spermatozoïdes mobiles dans les voies génitales femelles cas de *Nauphoeta cinerea* : ROTH, 1962), ou encore de la transmission d'une certaine substance chimique mâle (cas de *Drosophila* : CHEN et BÜHLER, 1970 ; cas de *Locusta migratoria manilensis* : QUO FU, PAN YING et LIU CHING LUNG, 1966 ; cas d'*Acanthoscelides obtectus* : HUIGNARD, 1969 ; cas de *Rhodnius prolixus* : DAVEY, 1965).

Dans le cas de *Ch. perla*, on note que l'acte copulatoire, c'est-à-dire l'introduction de l'hypovalve entraînant une forte dilatation de la bourse copulatrice et le dépôt d'un spermatophore vide, est inefficace pour stimuler la ponte. Par contre une copulation se traduisant par le remplissage de la spermathèque, entraîne une stimulation. Deux problèmes se posent, à savoir si la stimulation est due à la simple présence d'un grand nombre de gamètes mâles provoquant la dilatation de la spermathèque (stimulus nerveux) ou à une substance chimique excitatrice provenant du système génital mâle (stimulus hormonal).

La fécondité des femelles fécondées peut être très importante. Il est rare qu'elle soit révélée totalement par un seul accouplement. Aussi, après l'épuisement du premier stock spermatique, certaines femelles doivent s'accoupler une deuxième

fois. L'expérimentation entreprise pour caractériser le pouvoir reproducteur à la suite d'un seul accouplement a mis en évidence la diversité des réactions des femelles ; elle montre que la stimulation due à la copulation et la fertilisation des œufs pondus ne sont pas obligatoirement liées. En effet, dans de nombreux cas, cette stimulation se perpétue bien au-delà de la ponte du dernier œuf capable de donner naissance à une larve viable.

Chez la femelle vierge, la fécondité *apparente* est très réduite. Les œufs déposés sont le plus souvent collés directement au support par une gouttelette de mucus non étirée en pédicelle, ou même libres. La fécondité *réelle* est difficile à évaluer par suite d'une *auto-oophagie* fréquente. Ce comportement particulier de la femelle vierge est consécutif à l'absence d'émission de mucus par la glande annexe au moment de l'expulsion de l'œuf. La réussite de la ponte chez *Ch. perla* repose alors sur une coordination du fonctionnement de la musculature oviductaire et de celui des muscles entourant le réservoir de la glande annexe. D'après les expériences, on note que la copulation entraîne à la fois une stimulation de la ponte et une régularisation du fonctionnement du réservoir de la glande annexe. La stimulation de la ponte agit sur le processus d'ovulation et non pas sur celui de la maturation ovocytaire. En effet, les ovaires d'une femelle isolée dès l'émergence et ceux d'une femelle élevée en présence d'un mâle sont dans le même état à la fin de la durée normale de maturation ; ces femelles ont donc les mêmes aptitudes potentielles à la ponte et leur fécondité se décide lors de la copulation.

Reçu pour publication en février 1972.

SUMMARY

BIOLOGY OF THE REPRODUCTION OF *CHRYSOPA PERLA* (L.) (*NEUROPTERA, CHRYSOPIDAE*) AND EFFECT OF IMAGINAL NUTRITION

At 20°C and 16 hours of light per day, *Chrysopa perla* imagos, fed on aphids, all reach maturity after a period of 5 days. Mating takes place day and night alike, with maximum frequency, however, at the beginning and end of the illuminated phase (fig. 1). After copulation, the female lays normally pedicellate eggs. Ovipositon takes place principally during the second half of the illuminated phase, although it may occur during the dark phase (table 1).

The normally fertilized female lays an average of 24 eggs per day. After a single mating, all females lay eggs with a 100 p. 100 fertility rate (represented by the relative number of embryos reaching the hatching stage). After a variable period of time, the females show reproductory disorders : 38 p. 100 lay fertile eggs for about ten days, then stop abruptly ; 38 p. 100 continue regularly for 30 days to lay eggs which are all sterile ; 24 p. 100 regularly lay eggs with a fertility rate which progressively decreases to zero after 34 days.

The number of eggs laid by a virgin female is reduced (fig. 2) : an average of 2 eggs per day. These eggs are irregularly or non-pedicellate. Considerable auto-oophagy prevents real fertility to be estimated. It permits the animal, when emptying its genital ducts, to maintain mobility and satisfactory vitality.

A glucidic diet, made up of pure honey, does not permit perfect maturation of the male genital organs. Protein addition in the form of pollen appreciably improves the reproductory potentialities of the male (fig. 3). On the other hand, in the female, these diets permit only an insignificant development of the ovaries. Therefore the minimum alimentary requirements of the female are different from those of the male.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHEN P. S., BÜHLER R., 1970. Paragonial substance (sex peptide) and other free ninhydrine-positive components in male and female adults of *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.*, **16**, 615-627.

DAVEY K. G., 1965. Copulation and egg-production in *Rhodnius prolixus* STÄHL. : the role of the spermathecae. *J. exp. Biol.*, **42**, 373-378.

FINNEY G. L., 1948. Culturing *Chrysopa californica* and obtaining eggs for field distribution. *J. econ. Ent.*, **41**, 719-721.

FINNEY G. L., 1950. Mass culturing *Chrysopa californica* to obtain eggs for field distribution. *J. econ. Ent.*, **43**, 97-100.

GROSS J., 1903. Untersuchungen über die Histologie des Insectovariums. *Zool. Jahrb. Anat.*, **18**, 71-186.

HAGEN K. S., 1950. Fecundity of *Chrysopa californica* as affected by synthetic food. *J. econ. Ent.*, **43**, 101-104.

HAGEN K. S., TASSAN R. L., 1966. The influence of protein hydrolysats of yeast and chemically defined upon the fecundity of *Chrysopa carnea* STEPH. *Vest. Ceskolsl. Spol. Zool.*, **30**, 219-227.

HUIGNARD J., 1969. Action stimulatrice du spermatophore sur l'ovogenèse chez *Acanthoscelides obtectus* SAY (Insectes, Coléoptères). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **268**, 2938-2940.

KIMMINS D. E., 1932. Some observations on the life-history of *Ch. abbreviata* CURT. *Entomologist*, **65**, 106-107.

PHILIPPE R., 1970 *a*. Rôle de la glande annexe femelle lors de la ponte chez *Chrysopa perla* (L.) (Insectes, Planipennes). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **270**, 2448-2450.

PHILIPPE R., 1970 *b*. *Biologie de la reproduction de* Chrysopa perla (L.) (*Névroptères*, Chrysopidae). Thèse de Docteur-Ingénieur, Toulouse, **257**, 1-133.

PHILIPPE R., 1972. Les appareils génitaux mâles et femelles de *Chrysopa perla* (L.) (*Insecta, Neuroptera*); étude anatomique, histologique et fonctionnelle. *Ann. Soc. ent. Fr.* (sous presse).

PRINCIPI M. M., 1949. Contributi allo studio dei Neurotteri italiani. VIII. Morfologia, anatomia e funzionamento degli apparati genitali nel Gen. *Chrysopa* LEACH. *Chrysopa septempunctata* WESM. e *Ch. formosa* BRAUER. *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, **17**, 316-362.

QUO FU, PANG YING, LIU CHING LUNG, 1966. The action and source of the gonadotropic factor of the male migratory Locust. *Kexue Tongbao*, **17**, 220-223.

RIPLEY L. B., 1917. Notes on the feeding habits of adults Chrysopidae (Neur.). *Ent. News*, **28**, 35-37.

ROTH L.-M., 1962. Hypersexual activity induced in females of the cockroach *Nauphoeta cinerea*. *Science* **138**, 1267-1269.

SUNDBY R. A., 1967. Influence of food on the fecundity of *Chrysopa carnea* STEPH. (*Neuroptera, Chrysopidae*). *Entomophaga*, **12**, 475-479.

SMITH R. C., 1922. The biology of the Chrysopidae. *Cornell Univ. Agr. Exp. Sta.*, **58**, 1287-1372.

TAUBER C. A., 1969. Taxonomy and biology of the lacewing genus *Meleoma* (*Neuroptera, Chrysopidae*). *Univ. Calif. Publ. Ent.*, **58**, 1-94.

TOSCHI C. A., 1965. The taxonomy, life-histories and mating behaviour of the green lacewings of Strawberry canyon (*Neuroptera, Chrysopidae*). *Hilgardia*, **36**, 391-433.

ZELENY J., 1965. Lacewings (Neuroptera) in cultural steppe and the population dynamics in the species *Chrysopa carnea* STEPH. and *Chrysopa phyllochroma* WESM. *Acta ent. Bohemosl.*, **62**, 117-194.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (2), 229-248.

UTILISATION D'UNE MICROMÉTHODE DE DÉTECTION (AUXOTAB) POUR LA RECHERCHE QUALITATIVE D'ACTIVITÉS ENZYMATIQUES DANS LES TISSUS D'INSECTES

TUBE DIGESTIF

G. PLANTEVIN et P. NARDON

Laboratoire de Biologie, I. N. S. A.,
69 - Villeurbanne

RÉSUMÉ

Après une brève description de la méthode Auxotab, nous présentons quelques résultats concernant plusieurs activités enzymatiques (phosphatasiques alcaline et acide, estérasiques, lipasiques, aminopeptidasiques, protéasiques et glycosidasiques) du tube digestif chez différents insectes.

— Il n'est pas possible, d'après nos observations de mettre en évidence une relation entre l'équipement enzymatique d'un insecte et sa position systématique.

— L'influence du jeûne sur la persistance (phosphatase acide, estérases), la diminution (phosphatase alcaline, certaines activités lipasiques...) ou la disparition des diverses activités est envisagée.

— Si l'étude de l'équipement enzymatique des différentes parties du tube digestif met en évidence le rôle prédominant du mésentéron, elle permet aussi de montrer que les activités ne sont pas limitées à ce seul segment.

— L'observation de l'évolution des activités enzymatiques au cours de la nymphose chez *G. mellonella* et *B. mori* montre des différences importantes, en particulier au niveau des lipases et des aminopeptidases.

— L'activité inhibitrice de deux insecticides (Parathion et DDVP) vis-à-vis des activités estérasiques et lipasiques est testée.

— L'accent est mis enfin sur quelques-uns des avantages de la méthode Auxotab (simplicité, rapidité, sensibilité).

INTRODUCTION

La recherche des activités enzymatiques d'un tissu ou d'un organe peut permettre d'apprécier globalement l'état physiologique de celui-ci, notamment lorsqu'il se trouve dans des conditions particulières de culture (PLANTEVIN et coll., 1968). Les

méthodes traditionnelles, qu'elles fassent appel à des techniques histochimiques ou biochimiques, ne permettent de mettre en évidence ou de mesurer qu'une seule activité enzymatique à la fois. Cela peut être un inconvénient grave lorsqu'on ne dispose — et c'est le cas général en physiologie de l'insecte — que de faible quantité de tissu ou d'organe. Le dispositif Auxotab, employé au laboratoire, ou les adaptations que nous en avons faites,, permettent de détecter très rapidement, et en une seule manipulation, un grand nombre d'activités enzymatiques à partir d'un petit fragment d'organe, de l'ordre du gramme, voire du milligramme. La possibilité d'obtenir un ou plusieurs zymogrammes à partir d'un seul intestin d'insecte nous a conduit à entreprendre cette investigation de la comparaison de différentes espèces à régimes alimentaires variés. D'autre part, il est possible d'apprécier différents degrés dans l'intensité des réactions observées, et donc de mettre en évidence des variations en fonction de tel ou tel facteur (état de nutrition, stade de développement...). La méthode Auxotab, sans prétendre se substituer, ni à l'histochimie (qui permet seule la localisation au niveau cellulaire), ni aux méthodes biochimiques (pour un dosage rigoureux des activités), nous a permis de réaliser aisément des observations préliminaires susceptibles d'orienter ensuite des recherches de localisation ou de caractérisation plus précises. Nous rapportons ici des résultats concernant certaines activités enzymatiques du tube digestif chez différents insectes, et l'étude de l'influence de quelques facteurs physiologiques (jeûne, métamorphose) et chimiques (insecticides).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — *Insectes*

Les insectes utilisés proviennent d'élevages maintenus depuis plusieurs années au laboratoire (*Blaberus cranifer, Periplaneta americana, Carausius morosus, Clitumnus extradentatus, Galleria mellonella*), d'élevages réalisés dans d'autres laboratoires (*Schistocerca gregaria* [1], *Bombyx mori* [2]), ou ont été recueillis dans la nature et utilisés très rapidement après leur capture.

2. — *Détection de l'activité enzymatique*

a) *Le système Auxotab.*

Nous avons utilisé le dispositif Auxotab initialement mis au point par Buissière et coll. (1967) pour l'étude des fermentations des sucres par les bactéries, et déjà décrit avec précision par Buissière et Nardon (1968). Le protocole exact pour la préparation et l'emploi des plaquettes a lui aussi été indiqué dans un précédent article (Nardon et Plantevin, 1970 *a*). C'est pourquoi nous ne ferons que rappeler ici les substrats utilisés (tabl. 1) et noter quelques points supplémentaires concernant la précision et la spécificité de la méthode. Nous tenons à préciser que seul le dispositif employé au laboratoire (mis au point et réalisé à Lyon), à l'exclusion de tout autre permet l'obtention des résultats présentés ici.

Spécificité des substrats.

Ce problème n'est pas lié à la méthode Auxotab elle-même et nous renvoyons le lecteur aux ouvrages spécialisés. Rappelons simplement que les substrats utilisés ici sont généralement considérés comme spécifiques en ce qui concerne les phosphatases, les glycosidases, la trypsine et la chymotrypsine. La distinction entre ali-estérases et lipases est basée essentiellement sur le fait que les premières agissent sur des substrats en solution, et les secondes sur des substrats en émulsion. Cette dernière condition se trouve effectivement réalisée dans les plaquettes Auxotab,

(1) Aimablement fournis par Mme Fuzeau-Braesch (Faculté des Sciences, Orsay).
(2) Laboratoire de Biologie — Faculté des Sciences, Lyon.

où le substrat, insoluble en milieu aqueux, imprègne les mailles du papier-filtre qui en assure la répartition sur toute la surface du capillaire. Cependant, il n'y a pas de spécificité stricte attachée à tel ou tel substrat.

Parmi les aminopeptidases, la leucine aminopeptidase est la plus connue. On sait que si elle attaque en priorité les terminaisons impliquant la leucine, elle peut aussi agir au niveau d'autres acides aminés. Nous avons pu vérifier, par électrophorèse, que, chez *G. mellonella*, c'est la même enzyme qui agit sur les substrats à la leucine et à l'alanine. Là encore, la méthode Auxotab ne permet pas de dénombrer des enzymes, mais seulement des activités.

TABLEAU I

Substrats utilisés et activités enzymatiques correspondantes

Substrat	Poids de substrat	pH	Révélateur	Enzyme	
Phénolphtaléine diphosphate	200	7,5*	NaOH	Phosphatases alcaline et acide	(Ph. Alc. et Ac.)
Naphtol As Mx phosphate	30	—*	D.b.		
β-naphthyl phosphate	50	—*	D.b.		
Naphtol As D-acétate	30	—	D.b.	Aliestérases	(Est.)
β-naphthyl acétate	30	—	D.b.		
Ortho-nitrophényl butyrate	200	—	Sp		
β-naphtyl butyrate	20	—	D.b.		
β-naphthyl nonanoate	30	—	—	Lipases	(Non)
β-naphthyl laurate	30	—	—		(Lau)
β-naphthyl myristate	30	—	—		(Myr)
β-naphthyl palmitate	30	—	—		(Pal)
β-naphthyl stéarate	40	—	—		(Ste)
DL-Alanyl β-naphthylamide	30	—	—	Aminopeptidases	(Ala)
L-Leucyl β-naphthylamide	30	—	—		(Leu)
Valine β-naphthylamide	30	—	—		(Val)
Benzoyl DL-arginine *p*-nitroanilide	400	—	Sp	Protéases	Trypsine (T)
N-benzoyl DL-arginine β-naphthylamide	30	—	D.b.		
N-benzoyl DL-phénylalanine β-naphthylamide	30	—	D,b,		Chymotrypsine (ChT)
Ortho-nitrophényl β-D-galactopyranoside	200	5,4	Sp	β-galactosidase	(R-Gal)
6-bromo 2-naphthyl β-glucopyranoside	40	—	D.b.	β-glucosidase	(GLcN)
p-nitrophényl β-D-glucosaminide	200	—	Sp		
Naphthyl AS BI N-acétyl β-D-glucosaminide	40	—	D.b.	β-glucosaminidase	(R-GLcA)
p-nitrophényl β-D-glucuronide	100	—	Sp		
Naphtol AS BI β-D-glucuronide	40	—	D.b.	β-glucuronidase	(R-GLc)

* Si le broyat est effectué dans du tampon 5,4 au lieu de 7,5 on met en évidence la phosphatase acide.
D.b. = Diazo-blue B.
Sp = spontanément coloré en jaune.

Sensibilité de la méthode.

Elle est plus sensible que les méthodes histochimiques car elle dévoile des activités enzymatiques là où ces dernières échouent. Dans le testicule de *Lebistes reticulatus*, il est possible, grâce à l'Auxotab, de détecter 10^{-3} γ/ml de phosphatase alcaline après une heure d'incubation. Si la

réaction est lue au densitomètre on peut alors détecter 10^{-4} à 10^{-5} γ/ml en deux minutes seulement, et il suffit pour cela de moins de 0,5 mg de tissu frais (BRETON et coll., 1967).

La sensibilité a été également mesurée pour la trypsine. Elle dépend beaucoup du substrat employé. Ainsi, après 5 heures d'incubation la quantité minimale décelable avec le Benzoyl DL-arginine p-nitroanilide est 1 γ/ml alors qu'elle est de 10^{-2} γ/ml pour le Benzoyl DL-arginine β naphthylamide (COURTOT, 1970).

La plus grande sensibilité avec les substrats au naphtol est due à la meilleure visualisation du précipité bleu avec le diazo blue B.

b) *Pratique des essais.*

L'intestin est disséqué dans du liquide de Yeager, débarrassé de ses trachées et vidé de son contenu. Il est ensuite rincé dans un nouveau bain de Yeager. Une fraction de l'intestin est alors broyée dans un tube de Poter avec 2 ml de tampon *Tris*-HCl 0,1 M à pH 7,5. Le broyat est réparti à la pipette Pasteur dans tous les capillaires Auxotab, à l'exception de ceux renfermant les substrats destinés à mettre en évidence des activités glycosidiques et phosphatasique acide, qui reçoivent un broyat provenant de l'autre partie de l'intestin, traitée de la même manière mais en présence de tampon citrate 0,1 M à pH 5,4. Les plaquettes sont ensuite mises à incuber pendant 5 heures à 37°C. Les activités enzymatiques sont alors révélées, soit avec une solution à 1/2 000 de Diazo-blue B fraîchement préparée (tous les substrats constitués par un sel de naphtol) soit avec de la soude (substrats à la phénol phtaléine) ; les autres substrats donnent naissance à une coloration spontanée si l'enzyme correspondante est présente.

3. — *Effet de certains insecticides*

Les propriétés inhibitrices des organophosphates vis-à-vis des estérases sont bien connues. Le mésentéron de *G. mellonella* étant très riche en ce qui concerne ces activités, nous avons utilisé la méthode Auxotab dans le double but de tester le pouvoir inhibiteur de deux insecticides et de déterminer s'il existait plusieurs catégories d'estérases.

Parathion et DDVP ont été employés en solution acétonique aux concentrations 10^{-2} M, 10^{-3} M et 10^{-4} M. Il suffit d'incuber un broyat d'intestin une demi-heure à 37°C en présence de l'élément à étudier avant de remplir les plaquettes. On compare ensuite le zymogramme obtenu au témoin.

Cette étude a été réalisée à partir d'intestins de larves du dernier stade, en phase de nutrition active. Dans ces conditions les mésentérons pèsent en moyenne 20 mg pour des chenilles d'un poids moyen de 200 mg.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

A. — *Zymogramme de l'intestin moyen — Influence du jeûne*

Les résultats obtenus sont regroupés dans le tableau 2.

1. *Phosphatase alcaline.*

Nous la trouvons partout, ce qui n'est pas étonnant car elle est impliquée dans divers phénomènes de transfert. Elle a déjà été signalée dans la plupart des tissus animaux (BURSTONE, 1962, DERNE et coll., 1960). Son ubiquité n'est donc pas surprenante.

Nous pouvons remarquer aussi que l'intensité de l'activité est parfois variable selon les individus, en particulier pour un certain nombre d'insectes recueillis dans la nature (*Abax ater, Carabus problematicus*). Ceci est vraisemblablement une conséquence de leur état physiologique. En effet, d'après PRZELECKA (1963), chez *G. mellonella*, un seul jour de jeûne entraîne la disparition de l'enzyme de la bordure striée et un jeûne plus prolongé se traduit par la perte complète de l'activité. Nous retrouvons un phénomène comparable *in vitro* où cette enzyme est parmi les premières à

disparaître, mais après 5 à 7 jours de culture toutefois (PLANTEVIN et coll., 1968). Nous avons cherché à vérifier si cette liaison entre l'activité phosphatasique et l'état de jeûne ou de réplétion était générale. Le tableau 3 donne les zymogrammes comparés pour des animaux nourris et mis au jeûne depuis trois jours : dans 4 cas sur 6 nous obtenons une baisse sensible de l'activité mais jamais de disparition totale. Des observations plus rapprochées nous permettent de préciser que, chez *G. mellonella* et *P. americana*, la diminution de l'activité enzymatique commence dès le premier jour de jeûne et se prolonge jusqu'au troisième où un minimum est atteint. La prolongation du jeûne jusqu'au dixième jour n'entraîne plus de modification.

La discordance entre les résultats de PRZELĘCKA et les nôtres est sans doute imputable à la différence des méthodes employées. En effet cet auteur procède par histochimie. Dans ce cas, la nécessité de la fixation conduit à une réduction de l'activité enzymatique. D'autre part, la visualisation d'une activité au niveau d'une coupe d'une dizaine de microns ne peut intervenir qu'au-delà d'un certain seuil. On doit donc considérer que, dans le cas présent, la microméthode Auxotab se révèle plus sensible que la détection histochimique. La remarque de ARVY (1962) notant que cette enzyme n'est pas retrouvée constamment chez les insectes par des techniques histochimiques pourrait s'expliquer de même.

2. *Phosphatase acide.*

Elle est présente dans tous les cas où elle a été testée, à un niveau généralement élevé et souvent supérieur à celui de la phosphatase alcaline. NAQUI et coll. (1967, 1968) font la même observation chez *S. gregaria*. De plus cette enzyme persiste sans atténuation en cas de jeûne (tabl. 3). COUCH et MILLS (1968) signalent même une augmentation du taux de phosphatase acide chez *P. americana* avec un maximum aux 4^{e} et 5^{e} jours, De même en culture, chez *G. mellonella*, la disparition de cette enzyme est beaucoup plus lente que celle de la phosphatase alcaline. C'est sans doute une conséquence des rôles différents joués par ces deux enzymes : on sait en effet que la phosphatase acide intervient dans un certain nombre de processus biologiques fondamentaux, par exemple les synthèses protéiques (voir BURSTONE).

3. *Estérases non spécifiques.*

Elles existent chez tous les insectes testés et le niveau d'activité est généralement élevé. La question se pose de savoir si l'on est en présence de véritables estérases ; en effet, DESNUELLE et SAVARY (1963) ont remarqué que la plupart des substrats utilisés pour la caractérisation des ali-estérases peuvent être hydrolysés par des enzymes protéolytiques telles que la trypsine ou la chymotrypsine. Or l'activité estérasique est présente chez tous les insectes testés, à un niveau généralement élevé, alors que les activités protéasiques ne sont pas constantes et sont souvent faibles. D'autres part plusieurs auteurs dont COOK et FORGASH (1965) chez *P. americana*, EGUCHI et SUGIMOTO (1965) chez *B. mori*, CLEMENTS (1967) chez *Pieris brassicae*, ARURKAR et KNOWLES (1968) utilisant six espèces différentes, ont montré sans ambiguïté qu'il existait de véritables estérases chez les insectes, notamment dans le tube digestif. Il est donc normal de considérer que les activités observées vis-à-vis des substrats à base d'acétate et de butyrate sont dues à des estérases et ne sont pas des effets accessoires des enzymes protéolytiques. Les auteurs cités ci-dessus ont également mis en évidence un nombre important d'estérases différentes séparables par électrophorèse.

La répartition très générale et le haut niveau de l'activité estérasique sont vraisemblablement dus au fait que ces enzymes interviennent dans le métabolisme cellulaire. Cette opinion semble être confirmée par la stabilité de ces activités au cours du jeûne (tabl. 3). De plus, PRZELECKA (1963) notait la persistance des estérases après 20 jours de jeûne chez *G. mellonella* et nous les retrouvions *in vitro* après 28 jours de culture (PLANTEVIN et coll., 1968). Il en est de même chez *P. americana* après 10 jours de jeûne. Nous sommes donc en présence d'une activité extrêmement constante et stable.

TABL

Activités enzymatiques de l'intestin

Insectes	Activité enzymatique							
	Ph.		Est.	Lipases				
	Alc.	Ac.		Non	Lau	Myr	Pal	Ste
5 *Blaberus cranifer*	+	+++	++	+	—	—	—	—
2 *Blatta orientalis*	+		+	++	+	+	+	—
20 *Periplaneta americana*....	++	+++	++	+++	+++	+++	+++	+
2 *Mantis religiosa*.....	++	+++	+++	+++	+++	++	++	?
3 *Carausius morosus*	++	+++	+++	+++	++	++	++	+
5 *Clitumnus extradentatus* ..	++	+++	++	++	+	+	—	—
1 *Decticus verrucivorus*.....	+	+++	+++	++	+	+	+	+
3 *Ephippiger ephippiger* ...	++	+++	++	+++	+	++	—	—
3 *Schistocerca gregaria*.....	++	+++	+++	+++	++	— à ++	— à ++	—
4 *Abax ater*	+ à +++	+++	++	+++	+++	++	++	+
1 *Amara* sp.	++	+++	++	+	+	+	+	+
1 *Carabus auratus*.....	++		++	+++	++	+	+	?
2 *Carabus hispanicus*.....	+++		+++	++	++	—	—	—
1 *Carabus nemoralis*.....	++		+++	+++	++	+	+	?
6 *Carabus problematicus*....	+ à ++	++	++	+++	++ à +++	++ à +++	— à ++	— à ++
1 *Procrustes coriaceus*	+	++	++	++	+	?	—	—
2 *Steropus madidus*.....	+ à ++	+	++	++	++	+	+	?
4 *Staphylinus olens*.....	+ à +++	+++	+++	++	++	+	—	—
1 *Staphylinus caesareus*	++		++	+	—	—	—	—
5 *Tenebrio molitor* La.	++	+	+++	+	—	—	—	—
3 *Tenebrio molitor*.....	+	+	+++	++	+	—	—	—
2 *Tenebrio obscurus* La.....	++	+	+++	++	+	+	+	+
1 *Pandarus tristis*	++	+++	++	++	?	—	—	—
2 *Geotrupes stercorarius*	+++	++	+++	+++	+++	+++	+++	++
1 *Othiorhynchus* sp.....	+		++	++	+	—	—	—
8 *Bombyx mori* La.....	++	+++	+++	++	?	—	—	—
50 *Galleria mellonella* La. ...	++	++	+++	+++	+++	+++	++	+
4 *Apis mellifica*	++	++	+++	+	—	—	—	—
4 *Camponotus herculeanus* ..	+		++	++	—	—	—	—
3 *Polistes gallicus*	+	+++	+++	+	—	—	—	—

Les ? correspondent soit à des réactions si faiblement positives qu'un doute subsiste, soit à des réponses tantôt effectués. La : Larves.

4. *Lipases.*

a) *Remarques préliminaires.*

— Il faut tout d'abord remarquer que les estérases non spécifiques peuvent hydrolyser certains substrats utilisés pour la détection des lipases, au moins ceux à chaîne relativement courte (nonanoate essentiellement). Cook et coll. (1969) ont même mis en évidence une légère hydrolyse de tripalmitine par une estérase purifiée

EAU 2

moyen de quelques insectes

Activité enzymatique								
Amino-peptidases			Protéases		β-glycosidases			
Ala	Leu	Val	T	ChT	R-Gal	GLcN	R-GLcA	R-GLc
++	++	+	—	—	—	++	+	+
+	+	—	+	+				
++	++	—	++	+	?	+++	+	++
+	+	+	+	+	+	++	+	+
++	+++	+++	+++	++	+	+++	++	+++
+++	+++	+++	+	++	+	+++	+	++
+	++	+	+	+	—	++	—	++
+	++	++	+	+	++	+++	+	+
++ à ++++	+++		—	+	—			
++	++	++	+	++	++	+++	++	++
+	++	+	?	+	+	++	+	+
++	++		+	+	+			
++	++	+++	++	+	++	++	++	++
++	++	++	++	++	—			
++	++	+	++	+	— à ++	+	+	+
++	++	++	+	++	+	++	+	+
+	++	+	+	++	— à +	++	++	+
++	++	++	— à +	++	— à +	+++	+	+
++	++	—	?	+				
+	+	—	—	+		++	++	++
++	+++	+	+	+				
+++	+++	—	++	++	++	++	+	+
+	+	—	—	—	++	++	+	+
++	+++	++	++	++	?	+++	++	—
+	+	+	—	+	—			
++	++	++	—	+	++	++	+	++
++	+++	++	+	+	+	++	++	++
++	++	+	—	+	—	++	++	—
++	+++	+	—	?		?	+	—
++	++	++	+	++	+	++	+	+

négatives, tantôt très faiblement positives suivant les essais. Les cases en blanc correspondent à des tests non

chez *P. americana*. Mais dans ce cas l'activité reste très faible ; si elle est plus forte, il faut alors conclure à l'intervention de véritables lipases.

— On peut également s'interroger sur la spécificité des substrats utilisés et des enzymes correspondantes. Chaque lipase n'agit sans doute pas sur un unique substrat : on détecte ainsi des activités enzymatiques plutôt que des enzymes. Cependant les différences dans les spectres d'activité nous incitent à penser que plusieurs lipases sont en cause.

b) *Hydrolyse des divers substrats.*

— Nonanoate de naphtol : on observe toujours une action positive sur ce substrat. Dans la très grande majorité des cas cette activité est intense ou importante. On ne trouve que quelques exceptions :

- *Staphylinus caesareus* mais l'ensemble du diagramme est assez faible
- deux des trois Hyménoptères testés (*Polistes gallicus* et *Apis mellifica*) où les diagrammes présentent des réactions nettement positives sauf en ce qui concerne les lipases.
- *B. cranifer.*

— Laurate de naphtol : d'une façon générale l'activité est plutôt faible chez les phytophages étudiés (à l'exception des Phasmides). Elle est par contre importante chez certains omnivores (*P. americana*), coprophages (*Geotrupes stercorarius*), carnivores (*Mantis religiosa*) et chez des insectes à régime particulier (*G. mellonella*).

— Myristate, palmitate et stéarate de naphtol : ces activités sont en général plus faibles et souvent absentes. C'est avec le stéarate qu'on observe le plus rarement une réaction positive. Quelques insectes se caractérisent par une forte hydrolyse de ces substrats : *G. mellonella* (et dans ce cas particulier il est évident qu'il faut voir là une conséquence du régime alimentaire très riche en lipides), *P. americana*, *G. stercorarius*, et à un degré moindre *M. religiosa* et *C. morosus*.

D'autres insectes ont une activité faible ou nulle : ce sont des phytophages (*B. mori*, *Ephippiger ephippiger*, *C. extradentatus*, *Othiorynchus*) des sitiobies (*Tenebrio molitor*) des carnivores (*Staphilinus olens*, *Camponotus herculaneus*, *P. gallicus* et certains Carabides).

Rien ne permet donc, d'après ces observations, de mettre en évidence une relation entre l'équipement enzymatique d'un insecte et son régime préférentiel ou sa position systématique. Les cas de *P. americana* et de *B. cranifer* sont très significatifs à cet égard : ces deux insectes, élevés depuis de nombreuses années au laboratoire et soumis au même régime alimentaire, s'opposent nettement du point de vue de leur équipement en lipases. (Exceptionnellement développé chez *P. americana*, presque inexistant par contre chez *B. cranifer*.) Bollade et coll. (1970) font la même observation ; ils rapprochent ce fait de la différence de vitesse du transit intestinal entre les deux espèces.

c) *Influence du jeûne.*

La persistance des lipases est assez variable. Le tableau 3 montre les changements profonds intervenant chez *P. americana* et *G. mellonella* après trois jours de jeûne seulement. En ce qui concerne *G. mellonella*, nous avions observé (Plantevin

TABLEAU 3

Influence du jeûne sur les activités enzymatiques du mésentéron

		Phosphatases		Est	Lipases					Amino-peptidases			Protéases		β-Gal
		Alc.	Ac.		Non	Lau	Myr	Pal	Ste	Ala	Leu	Val	T	ChT	
Blaberus cranifer	N	+	+++	++	+	—	—	—	—	+	++	+	—	—	—
	J	+	+++	+++	+	—	—	—	—	+++	+++	+	—	—	—
Periplaneta americana	N	++	+++	++	+++	+++	+++	+++	+	++	++	—	++	+	+
	J	+	+++	+++	++	+	+	+	—	+	++	—	—	+	+
Clitumnus extradentatus	N	++	+++	++	++	+	+	—	—	+++	+++	+++	+	++	+
	J	++	++	+++	++	—	—	—	—	++	++	+	—	+	+
Steropus madidus	N	++	+	++	++	++	+	+	?	+	++	+	+	+	+
	J	+	+	++	++	++	+	+	?	+	++	+	?	+	—
Staphylinus olens	N	+++	+++	+++	++	+	—	—	—	++	++	++	+	++	+
	J	+	+++	+++	+	+	—	—	—	+	++	++	—	+	—
Galleria mellonella	N	++	++	+++	+++	+++	+++	++	+	++	+++	++	+	+	+
	J	+	++	+++	+	+	?	?	—	++	+++	++	—	?	+

N = animaux nourris. J = animaux soumis au jeûne depuis trois jours.
Les ? indiquent des activités si faiblement positives qu'il persiste un doute.

et coll., 1968) le maintien de ces activités assez longtemps *in vitro*, mais avec une diminution marquée dans les premiers jours de culture. Par contre PRZELECKA (1963) notait la persistance d'activité lipasique après un jeûne prolongé (3 à 4 semaines). Il y a donc une divergence entre les résultats de cet auteur et les nôtres, surtout en ce qui concerne l'activité sur le stéarate. Il faut remarquer que PRZELECKA utilise des tween comme substrats et des différences de réponses entre les méthodes au tween et au naphtol ont déjà été observées (BURSTONE, 1962).

5. *Aminopeptidases.*

Trois substrats ont été utilisés ; ils font intervenir respectivement l'Alanine, la Leucine et la Valine. On peut faire trois remarques :

a) Des aminopeptidases sont présentes chez tous les insectes testés. L'hydrolyse est en général moins intense sur le substrat à la valine alors qu'elle est souvent maximum pour le substrat à la leucine.

b) Il y a parfois une sorte d'opposition entre les activités aminopeptidasiques et lipasiques. *M. religiosa* par exemple présente des réactions fortement positives avec les substrats lipasiques alors que les aminopeptidases sont réduites. *B. cranifer* qui est la Blatte la moins bien équipée en lipases est par contre celle qui présente la plus grande activité aminopeptidasique. La même remarque est valable pour les Hyménoptères étudiés. Mais cette dualité n'est pas constante et plusieurs insectes se caractérisent par des diagrammes nettement positifs pour ces deux catégories d'enzymes (*G. mellonella, G. stercorarius...*)

c) Les activités aminopeptidasiques sont peu sensibles à l'influence du jeûne. Cela confirme les résultats obtenus en culture où des intestins de *G. mellonella* présentent encore une activité importante après 28 jours *in vitro*, et peut être interprété comme une conséquence du rôle physiologique de ces enzymes qui, outre leur fonction digestive, pourraient participer à des synthèses protéiques (BURSTONE, 1962). L'épithélium intestinal est en effet un tissu où se déroulent sans cesse des phénomènes de destruction de cellules « usées » et de développement de cellules de remplacement (PLANTEVIN et NARDON, 1970).

6. *Protéases.*

Nous avons utilisé deux catégories de substrats de façon à mettre en évidence des activités éventuelles de type trypsique et chymotrypsique.

Type trypsique.

L'utilisation première du substrat au nitroanilide (voir méthodes), peu sensible, a pu masquer certaines activités trypsiques. Cependant, malgré cette réserve, les activités trypsiques sont décelables chez la plupart des insectes (5 seulement sont négatifs) ; 4 sur ces 5 ont pourtant une activité aminopeptidasique très importante (*S. gregaria* en particulier).

Type chymotrypsique.

Cette activité est toujours présente sauf dans trois cas.

Pandarus tristis : cet insecte se caractérise par un diagramme très faible en ce qui concerne les lipases, les aminopeptidases et les protéases. Certaines activités sont au contraire très importantes, les phosphatasiques notamment. Compte tenu

des remarques que nous avons faites plus haut à propos de la phosphatase alcaline il ne semble pas que cet insecte vienne de subir une phase de jeûne prolongé ; mais il est difficile de tirer des conclusions à partir de l'étude d'un seul individu.

B. cranifer : on ne retrouve ni activité trypsique ni activité chymotrypsique alors que les aminopeptidases sont présentes, à un niveau élevé.

C. herculaneus présente un cas à peu près analogue sauf qu'il existe un doute quant à l'absence totale de chymotrypsine.

Remarquons par contre la présence d'une réaction nettement positive dans le cas de *S. gregaria*.

LECADET et DEDONDER (1966 *a* et *b*) ont déjà montré l'existence de ces deux types d'activité chez *P. brassicae*, ont discuté leur spécificité et les ont comparées aux protéases gastro-intestinales des animaux supérieurs.

Si le jeûne entraîne la diminution rapide et sensible de l'activité trypsique dans tous les cas étudiés, il affecte moins la chymotrypsine ; il faut cependant garder présent à l'esprit que le taux de trypsine a pu seulement atteindre un niveau inférieur au seuil détectable.

7. *Glycosidases.*

Elles n'ont pas pu être étudiées chez toutes les espèces.

β-Galactosidase : elle n'est pas présente chez tous les insectes testés. De plus l'activité est variable, pour une espèce donnée, vraisemblablement en fonction de l'état de nutrition. Mais si le jeûne entraîne sa disparition chez *Steropus madidus* et *S. olens*, il ne modifie pas l'intensité de la réaction chez *C. extradentatus*. Il semble donc que le comportement de cette enzyme soit variable selon les espèces.

β-Glucosidase : on la rencontre chez toutes les espèces testées à l'exception peut-être de *C. herculaneus* où un doute subsiste. ROBINSON (1956) avait déjà détecté cette enzyme chez les cinq espèces d'insectes où il l'avait recherchée. Elle ne semble donc pas liée à un type particulier de régime. On peut cependant remarquer qu'elle est spécialement importante chez les phytophages ; or les β glucosides (salicine, amygdaline, arbutine, gentiobiose, cellobiose...) sont d'origine végétale.

β-Glucosaminidase : elle se présente partout, sauf chez *Decticus verrucivorus*. Ceci n'a rien d'étonnant puisqu'on a décrit cette enzyme dans de multiples espèces animales et dans la plupart des tissus où on l'a cherchée. Il est inutile de rappeler l'importance extrême de la glucosamine dans la formation du tégument chez les Insectes.

β-Glucuronidase : elle est très répandue conformément à ce que l'on sait de la répartition de cette enzyme (COURTOIS et PERLES, 1964). Celle-ci ne fait défaut que chez *G. stercorarius*, *C. herculaneus* et *A. mellifica*. D'une façon générale les plus fortes activités sont enregistrées chez les phytophages ; or on connaît l'importance de l'acide glucuronique dans la constitution notamment des hémicelluloses des végétaux supérieurs.

Pour ces trois dernières enzymes, le jeûne ne paraît pas modifier sensiblement l'intensité de la réaction. C'est pourquoi nous n'avons pas porté les résultats correspondants sur le tableau n° 3.

B. — *Effet inhibiteur du parathion et du DDVP*

Les résultats sont regroupés dans le tableau 4. Ils montrent que :

1° L'acétone utilisée comme solvant des organophosphates exerce une très légère action inhibitrice sur certaines lipases (substrats au palmitate et stéarate) à la dilution de 1 ‰ dans le tampon *Tris* HCl. Cette action est un peu plus intense si la dilution est 10 ‰ ; de plus elle atteint les enzymes agissant sur le substrat au myristate. Par contre, pour une dilution à 0,1 ‰ aucune activité inhibitrice n'est décelable.

2° En ce qui concerne le parathion, une concentration de 10^{-4} M suffit à inhiber presque totalement les lipases agissant sur les substrats au myristate, palmitate et stéarate et partiellement les autres activités lipasiques. De plus, l'activité des estérases non spécifiques diminue.

Une concentration de 10^{-3} M entraîne une inhibition nettement plus accentuée des activités lipasiques alors qu'elle n'affecte pas davantage les estérases.

Avec une concentration de 10^{-2} M, il ne persiste plus qu'une très légère activité lipasique vis-à-vis du substrat au nonanoate. L'activité estérasique devient à peine décelable.

Remarquons à ce propos que l'utilisation des organophosphates permet d'affirmer l'existence de plusieurs catégories d'estérases. Sans pouvoir préciser beaucoup en raison du nombre restreint de tests effectués, il est vraisemblable que les premières estérases inhibées (parathion à 10^{-4} M) sont du groupe B alors que les autres appartiennent aux groupes A et C (Bulmer and Fisher, 1967). L'inhibition de certaines estérases par les organophosphates est bien connue ; on admet notamment que leur toxicité envers les animaux (vertébrés ou invertébrés) serait due en priorité à un blocage de la cholinestérase (O'Brien, 1967).

TABLEAU 4

Influence inhibitrice de 2 insecticides sur les activités enzymatiques du mésentéron de G. mellonella

		Phosphatases		Est.	Lipases					Protéases	
		Alc.	Ac.		Non	Lau	Myr	Pal	Ste	T	ChT
Témoin		++	++	+++	+++	+++	++	++	+	+	+
Acétone	0,1 ‰	++	++	+++	+++	+++	++	++	+	+	+
	1 ‰	++	++	+++	+++	+++	++	+	?	+	+
	10 ‰	++	++	+++	+++	++	+	—	—	—	+
Parathion	10^{-4} M	++	++	++	++	+	?	?	?	+	+
	10^{-3} M	++	++	++	++	?	?	—	—	+	+
	10^{-2} M	+	++	?	?	—	—	—	—	—	?
DDVP	10^{-4} M	++	++	++	++	+	—	—	—	?	?
	10^{-3} M	++	++	+	+	?	—	—	—	—	—
	10^{-2} M	++	++	?	+	?	—	—	—	—	—

Il existe également une légère inhibition des phosphatases alcalines pour la plus forte concentration de parathion utilisée.

3° Avec le DDVP les résultats sont à peu près similaires à ceux obtenus avec le parathion ; il faut signaler toutefois une inhibition plus importante des lipases dès la concentration de 10^{-4} M et la diminution plus progressive des activités estérasiques. Cook et coll., 1969 retrouvent des résultats analogues chez *P. americana* où, après séparation par électrophorèse, certaines estérases sont inhibées par le DDVP 10^{-4} M alors que d'autres conservent leur activité.

Nous ne retrouvons pas avec le DDVP la diminution d'activité des phosphatases alcalines observée avec le parathion.

De ces résultats il ressort que le syndrome d'empoisonnement dû à ces deux insecticides pourrait résulter en partie du blocage partiel ou total (selon les doses) des activités estérasiques et lipasiques au niveau de l'intestin.

C. — *Évolution des activités enzymatiques au cours de la nymphose*

Nous avons suivi l'évolution des activités enzymatiques du mésentéron de *B. mori* et *G. mellonella* depuis la fin de la phase de nutrition active du dernier stade larvaire jusqu'au stade adulte. Les résultats sont portés dans le tableau 5.

1° Le fait le plus frappant est la persistance des activités estérasiques à un niveau pratiquement constant pendant toute la durée de l'observation. Nous retrouvons ce caractère de stabilité déjà souligné à propos de l'influence du jeûne.

2° En ce qui concerne les lipases, leur comportement est très différent selon l'espèce considérée. Alors que leur activité diminue rapidement chez *G. mellonella*, elles apparaissent au cours de la vie nymphale chez *B. mori* (elles persistent dans le cas où elles existaient chez la larve). Si la diminution des activités lipasiques paraît logique chez *G. mellonella*, le phénomène inverse est plus difficilement explicable chez *B. mori*. On peut cependant rapprocher cette apparition d'activités lipasiques du fait que le mésentéron, très réduit en fin de stade nymphal et chez l'imago, semble jouer un rôle encore très actif ; un transit important peut être observé entre le mésentéron et l'ampoule rectale (les tubes de Malpighi excrètent aussi une grande quantité de matériel à ce moment). Il pourrait donc y avoir à cette période une phase sécrétoire plus intense ; une observation histologique préliminaire semble corroborer ce point de vue ; en effet, l'épithélium intestinal de la chrysalide âgée est formé de cellules beaucoup plus hautes et moins érodées que celles de la chrysalide jeune.

3° Notons aussi la stabilité des aminopeptidases chez *G. mellonella*. Chez *B. mori*, après une phase de diminution plus ou moins marquée allant jusqu'à la disparition complète de la valine-aminopeptidase au moment de la mue nymphale, on assiste ensuite à une reprise marquée de ces activités atteignant un taux extrêmement élevé chez l'adulte à l'éclosion. Nous avons là un nouvel indice, sinon de l'activité sécrétoire, tout au moins du métabolisme très actif des cellules de l'épithélium intestinal.

4° A propos des activités protéolytiques nous observons chez *G. mellonella* la disparition très rapide de l'activité trypsique dès le filage. L'activité chymotrypsique reste décelable pendant toute la durée de la vie nymphale. Janda et

TABLEAU 5

Évolution des activités enzymatiques du mésentéron de B. mori *et* G. mellonella *au cours de la nymphose*

Insectes	Stade		Activité enzymatique													
			Phosphatases		Estérases	Lipases					Amino-peptidases			Protéases	
			Alc.	Ac.		Non	Lau	Myr	Pal	Ste	Ala	Leu	Val	T	ChT
Bombyx mori	Larves	5e stade actif	++	+++	+++	++	?	—	—	—	++	++	++	—	+
		Cocon terminé	+	+	++	++	—	—	—	—	++	++	+	—	+
	Prépupe		+	+	++	+	?	—	—	—	+	+	—	—	+
	Chrysalides	1 jour	+	—	++	+	?	—	—	—	+	++	—	—	?
		3 jours	?	—	++	+	?	—	—	—	+	++	+	—	?
		6 jours	?	—	++	+	?	—	—	—	++	++	+	—	+
		9 jours	?	—	++	+	+	?	—	—	++	+++	+++	—	+
		12 jours	?	—	++	+	+	+	+	—	+++	+++	+++	—	+
		14 jours	+	—	++	++	+	+	+	?	+++	+++	+++	—	+
	Adulte		+	—	++	++	+	+	+	+	+++	+++ (+)	+++ (+)	—	+
Galleria mellonella	Larves	5e stade actif	++	++	+++	+++	++	++	++	+	++	+++	++	+	+
		Cocon terminé	+	+	++	+	+	+	+	—	++	+++	++	—	+
	Prépupe		+	+	++	+	+	?	?	—	+++	+++	++	—	?
	Chrysalides	1 jour	+	+	++	+	+	—	—	—	+++	+++	+++	?	+
		3 jours	?	+	+	+	+	—	—	—	+++	+++	+++	—	+
		5 jours	+	+	+	+	?	—	—	—	++	+++	++	—	+
		7 jours	?	+	++	+	—	—	—	—	++	+++	++	—	?
	Adulte		?	+	++	+	—	—	—	—	++	+++	++	—	?

KRIEG (1969) ont noté cette persistance en précisant toutefois que la période de filage se caractérise par une diminution importante de cette activité.

5° Chez les deux insectes étudiés l'activité phosphatasique acide diminue pendant le filage et disparaît chez la chrysalide jeune. De même, l'activité phosphatasique alcaline diminue au début du filage mais se maintient ensuite à un niveau faible mais constant. Lors d'une étude antérieure (PLANTEVIN et coll., 1968) nous avions indiqué que la phosphatase alcaline disparaissait du mésentéron de *G. mellonella* au cours du filage. La contradiction entre les résultats de 1968 et ceux qui viennent d'être exposés n'est qu'apparente ; en effet nous avions utilisé initialement les deux substrats suivants : Naphtol AS MX Phosphate et Phénol phtaléine diphosphate permettant de détecter des concentrations de phosphatase de 10^{-1} γ/ml. Actuellement nous employons le β-naphthyl phosphate autorisant la mise en évidence de concentrations 10 à 100 fois plus faibles.

6° Parmi les glycosidases, seule la β-galactosidase subit des changements importants : son taux diminue dès le début du filage pour se maintenir ensuite à un niveau assez faible. Les autres ne montrent que quelques fluctuations ; c'est pourquoi nous ne les avons pas représentées sur le tableau.

D. — *Comparaison entre les différentes parties du tube digestif*

Pour un certain nombre d'insectes nous avons comparé les activités enzymatiques des trois parties du tube digestif (stomodeum, mésentéron, proctodeum). Les résultats constituent le tableau 6. Ce dernier appelle quelques commentaires :

— C'est toujours le mésentéron qui présente le plus grand nombre d'activités enzymatiques ; cela est normal, eu égard au rôle prédominant qu'il joue dans les mécanismes digestifs.

— Une seule des activités absentes du mésentéron se manifeste dans une autre partie du tube digestif : la β-galactosidase n'est pas détectable dans l'intestin moyen de *B. cranifer* alors que la réaction est positive au niveau du proctodeum. De plus, les activités présentes dans les autres parties du tractus intestinal sont toujours plus intenses au niveau du mésentéron. Il est donc justifié de ne prendre que le mésentéron lorsqu'on veut établir un premier diagramme rapide et approximatif de l'équipement enzymatique total d'un tube digestif (avec les substrats utilisés dans cette étude évidemment).

— Les réactions positives sont toujours plus nombreuses (ou au moins égales) pour le stomodeum que pour le proctodeum.

— Les remarques faites à propos de la comparaison des diagrammes du mésentéron de *P. americana* et *B. cranifer* peuvent être reprises pour le stomodeum et le proctodeum.

— Les zymogrammes de *P. americana* et *G. mellonella* sont assez voisins en ce qui concerne le mésentéron ; mais ils deviennent très différents pour le stomodeum (14 réactions positives contre 9) et n'ont presque plus rien de commun pour l'intestin postérieur (11 activités contre 4). Il est donc vraisemblable que les fonctions du proctodeum ne sont pas identiques chez ces deux insectes.

— Le nombre relativement important des activités du stomodeum et du proctodeum peut surprendre. Il faut remarquer que, chez les cinq insectes étudiés, les

TABLEAU 6

Activités enzymatiques des différentes parties du tube digestif

		Ph.		Est.	Lipases					Amino-peptidases			Protéases		β-glycosidases			
		Alc.	Ac.		Non	Lau	Myr	Pal	Ste	Ala	Leu	Val	T	ChT	R-Gal	GLcN	R-GLcA	R-GLc
Carausius morosus	A	+	+	+	+	—	—	—	—	+	++	+	—	—	+	+	+	+
	M	++	+++	+++	+++	++	++	++	+	++	+++	+++	+++	++	+	+++	++	+++
	P	+	+	+	—	—	—	—	—	+	+	?	—	—	+	—	—	—
Clitumnus extradentatus	A	++	+++	++	+	?	—	—	—	++	++	—	—	—	+	+++	++	+
	M	++	+++	++	++	+	+	—	—	+++	+++	+++	+	++	+	+++	+	++
	P	+	?	++	+	?	—	—	—	++	++	—	—	—	—	—	—	—
Blabera cranifer	A	+	+	++	+	—	—	—	—	+	++	—	—	—	—	++	—	—
	M	+	+++	++	+	—	—	—	—	++	++	+	—	—	—	++	+	+
	P	+	+	++	+	—	—	—	—	+	++	—	—	?	+	++	?	?
Periplaneta americana	A	+	++	++	++	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+	++	+	+
	M	++	+++	++	+++	+++	+++	+++	+	++	++	—	++	+	+	+++	+	++
	P	+	++	++	++	+	+	++	+	+	+	—	—	?	?	++	?	?
Galleria mellonella	A	+	+	++	++	++	+	—	—	+	+	+	—	—	—	—	++	—
	M	++	++	+++	+++	+++	+++	++	+	++	+++	++	+	+	+	++	++	++
	P	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

A = intestin antérieur. M = intestin moyen. P = intestin postérieur.

activités phosphatasiques (alcaline et acide) et estérasiques sont toujours présentes ; à un degré légèrement moindre nous trouvons les aminopeptidases. Or nous avons déjà insisté sur le rôle joué par ces différentes enzymes dans le métabolisme cellulaire ; il est donc très normal de les retrouver dans les différentes parties du tube digestif, et leur présence n'implique pas qu'elles interviennent dans les processus digestifs. Par contre plusieurs enzymes à fonction plus spécifiquement digestive sont observées, notamment dans le stomodeum (lipases, trypsine...), et dans le proctodeum de *P. americana* *. Il est souvent admis que certaines réactions intervenant dans le jabot sont en fait dues à des enzymes provenant du mésentéron ou des glandes salivaires ; c'est le cas par exemple des lipases de *P. americana* (DAY, 1949 ; EISNER, 1955). Or, dans nos observations, il s'agit bien d'enzymes intracellulaires provenant uniquement de l'épithélium de l'intestin antérieur et nous observons chez *P. americana* une activité lipasique avec tous les substrats employés. La même remarque peut être faite à propos du stomodeum de *G. mellonella* où PRZELECKA (1963) n'a pas détecté d'activité lipasique alors que nous en observons une très nette vis-à-vis des substrats en C_4, C_{12} et C_{19}. (Rappelons que l'Auxotab constitue une méthode particulièrement sensible, ce qui pourrait expliquer cette différence.)

On peut logiquement penser que le stomodeum et le proctodeum jouent un certain rôle digestif (au moins chez quelques-unes des espèces étudiées) mais il est impossible de préciser pour l'instant l'importance de ce rôle.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

1° L'utilisation de la méthode Auxotab nous a permis de tester 17 activités enzymatiques au niveau du mésentéron de 30 espèces d'insectes. Cette étude fait ressortir certaines constantes : présence généralisée d'activités phosphatasiques (alcaline et acide), estérasique, lipasique, aminopeptidasique et glycosidasique. Elle met aussi en évidence des différences notables, particulièrement vis-à-vis des lipases agissant sur les laurate, myristate, palmitate et stéarate. Également au niveau de la trypsine, de la chymotrypsine, de la valine aminopeptidase, de la β-galactosidase, et de la β-glucosidase. Enfin, la méthode Auxotab permet une estimation semi-quantitative car il est possible d'apprécier des différences dans l'importance des activités.

Les résultats sont encore trop partiels pour qu'on puisse tirer des conclusions définitives. Cependant, pour l'instant il ne semble pas qu'on puisse relier la structure des zymogrammes obtenus ni avec la position systématique des Insectes, ni avec leur régime alimentaire. Si ces résultats devaient se confirmer, il faudrait en conclure que dans une même famille ou un même genre, l'évolution biochimique au niveau d'un même organe, comme le tube digestif, se révèle plus diversifiée que l'évolution structurale anatomique. D'autre part, comme dans le cas présent la diversification enzymatique ne paraît pas liée au régime alimentaire, il semblerait donc que chaque espèce ait pu développer indépendamment son propre équipement biochimique. Une vue similaire pourrait être tirée du travail de KERAMBRUN (1970) qui

(1) Le cas de cette Blatte n'est sans doute pas unique puisque WATERHOUSE (1955) a déjà souligné la richesse de l'équipement enzymatique de l'intestin postérieur de plusieurs Diptères.

met en évidence les estérases par électrophorèse chez plusieurs espèces d'Isopodes.

2° Outre les comparaisons de zymogrammes entre différents insectes, nous avons pu également établir, chez 5 espèces, le diagramme des activités enzymatiques pour les trois parties du tube digestif (stomodeum, mésentéron, proctodeum). Elles sont beaucoup plus importantes et diversifiées dans l'intestin moyen. Nous ignorons pour l'instant si les enzymes rencontrées au niveau du stomodeum jouent un rôle important dans la digestion.

3° L'emploi de l'Auxotab nous a également permis de montrer que les activités enzymatiques du mésentéron sont sensibles à l'état nutritionnel, et en particulier au jeûne qui entraîne la diminution de certaines activités (phosphatase alcaline, lipases, protéases) ou parfois même leur disparition (certaines lipases) tandis que d'autres demeurent remarquablement stables (estérases, phosphatase acide). On voit donc que cette microméthode de détection enzymatique peut être utilisée pour aborder le problème de la régulation enzymatique en fonction de l'état nutritionnel.

4° Les zymogrammes, sensibles à l'état physiologique, présentent également des variations en fonction du stade de développement. Nous avons ainsi étudié leur évolution au cours de la nymphose chez *B. mori* et *G. mellonella*. Là encore on observe que les différentes enzymes se comportent de façon très dissemblable. La généralisation d'une telle étude pourrait apporter des précisions intéressantes sur le rôle physiologique de l'intestin au cours de périodes de non-alimentation. Le fait que chez *G. mellonella* les zymogrammes au cours de la nymphose présentent des différences avec celui que détermine le jeûne amène à penser que les modifications entraînées par la métamorphose sont spécifiques et non pas dues seulement au jeûne physiologique.

5° Enfin nous avons testé l'influence de deux insecticides (parathion et DDVP) sur les activités enzymatiques du mésentéron de *G. mellonella*. L'effet inhibiteur sur les estérases se manifestant dès une concentration de 10^{-4} M, mais l'inhibition totale n'intervenant qu'à 10^{-2} M, nous en déduisons que les estérases non spécifiques du mésenteron de *G. mellonella* se répartissent en groupe B et en groupe A ou C.

D'après ces essais on voit que l'Auxotab peut se prêter aussi à l'étude de l'influence inhibitrice ou activatrice de certaines substances sur les activités enzymatiques d'un tissu ou d'un organe.

6° Cette étude d'ensemble des activités enzymatiques de l'intestin de divers insectes n'a évidemment pas la prétention d'être complète. Notamment, pour plusieurs d'entre eux, un seul zymogramme a pu être obtenu. Cependant il faut signaler que dans tous les cas où nous avons pu disposer d'un grand nombre d'insectes (*G. mellonella*, *P. americana*) nous avons constaté que la méthode était parfaitement répétitive.

D'autre part nous pouvons désormais conclure que la microméthode Auxotab s'avère particulièrement bien adaptée pour l'entreprise d'une telle étude. Il faut insister tout particulièrement sur sa très grande facilité et rapidité d'emploi (les plaquettes renfermant les substrats peuvent être stockées plusieurs mois, prêtes à recevoir le broyat) et surtout sa très grande sensibilité. Cette méthode s'avère donc

appropriée à l'établissement de spectres enzymatiques pour des organes de petite taille, et à leur comparaison en fonction de différents facteurs systématiques, physiologiques ou biochimiques.

Reçu pour publication en juillet 1971.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M^lle C. MAILLER pour sa précieuse collaboration technique.

SUMMARY

APPLICATION OF A MICRO DETECTION METHOD
TO THE QUALITATIVE ANALYSIS OF ENZYMATIC ACTIVITIES
IN INSECT TISSUES. GUT OF THE INSECTS

Seventeen enzymatic activities have been tested on the gut of thirty species of insects by means of the micromethod Auxotab which is briefly described : phosphatases, esterases, lipases, aminopeptidases, proteases and glycosidases. From this preliminary study it is not possible to establish any relation between the zymograms obtained and the zoological classification or the diet. The comparison of the enzymatic activities of the three parts of the intestine shows the preponderance of the mesenteron.

Starvation induces the decrease or the disappearance of some activities (alcaline phosphatase, lipases,...) while others remain unaffected (acid phosphatase, esterases).

Changes in the zymograms also appear during metamorphosis. They have been studied in *Galleria mellonella* and *Bombyx mori*.

Finally the influence of parathion and DDVP has been tested on the mesenteron of *G. mellonella* where they induce an inhibition of esterases and lipases from acon centration of 10^{-4} M.

The Auxotab not only allows to detect simultaneously several enzymes, but also to estimate the degree of their activity : it is a semi-quantitative method. By its rapidity, simplicity and sensitiveness, it appears especially usefull to establish the zymogram of small organs such those of insects.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARURKAR S. K., KNOWLES C. O., 1968. Electrophoretic studies of insect esterases. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **61**, 686-690.

ARVY L., 1962. Histochimie des enzymes impliqués dans la digestion, dans la série animale. In *Handbuch des Histochemie* Band VII. Enzyme. Éd. G. Fischer Stuttgart, 154-303.

BOLLADE D., PARIS R., MOULINS M., 1970. Origine et mode d'action de la lipase intestinale chez les blattes. *J. Insect Physiol.*, **16**, 45-53.

BRETON B., BONNOT G., NARDON P., LAVIOLETTE P., 1967. Les phosphatases alcalines du testicule de *Lebistes reticulatus* : mise au point d'une microméthode de détermination quantitative. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **265**, 161-164.

BUISSIÈRE J., FOURCARD A., COLOBERT L., 1967. Usage de substrats synthétiques pour l'étude de l'équipement enzymatique des microorganismes. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **264**, 415-417.

BUISSIÈRE J., NARDON P., 1968. Micromethode d'identification des Bactéries. I. Intérêt de la quantification des caractères biochimiques. *Ann. Inst. Pasteur*, **115**, 218-231.

BULMER D., FISHER A. W. F., 1967. Inhibition of rat liver esterases by organophosphorus compounds. *Nature*, **213**, 202-203.

BURSTONE M. S., 1962. *Enzyme histochemistry*. Academic Press, *N. Y.* and London, 621 p.

CLEMENTS A. N., 1967. A study of soluble esterases in *Pieris brassicae* (Lepidoptera). *J. Insect Physiol.* **13**, 1021-1030.

COOK B. J., FORGASH A. J., 1965. The identification of the carboxylic esterases in the american cockroach, *Periplaneta americana* L. *J. Insect Physiol.*, **11**, 237-250.

COOK B. J., NELSON D. R., HIPPS P., 1969. Esterases and phsophatases in the gastric secretion of the cockroach, *Periplaneta americana*. *J. Insect Physiol.*, **15**, 581-589.

COUCH E. H., MILLS R. R., 1968. The midgut epithelium of the american cockroach : acid phosphomonoesterase activity during the formation of autophagic vacuoles. *J. Insect Physiol.*, **14**, 55-62.

COURTOIS J.-E., PERLES R., 1964. Hydrolases. I. Osidases et enzymes apparentées in *Traité de Biochimie générale*. Tome II, Second fascicule Éd. par Masson et Cie, 224-395.

COURTOT D., 1970. *Les activités protéolytiques du pancréas de lapin au cours du développement embryonnaire et post-natal*. Thèse 3e cycle, Lyon.

DAY M. F., 1949. The distribution of alkaline phosphatase in insects. *Aust. J. Sci. Res.*, **2**, 31-41.

DEANE H. W., BARNETT R. J., SELIGMAN A. M., 1960. Histochemical methods for the demonstration of enzymatic activity. In *Handbuch der histochemie*, volume VII. Enzymes. Ed. G. Fischer Stuttgart, 1-181.

DESNUELLE P., SAVARY P., 1963. Specificities of lipases. *J. Lipid Res.*, **4**, 369-384.

EGUCHI M., SUGIMOTO T., 1965. Changes in esterase zymograms in the silkworm, *Bombix mori* L., during development. *J. Insect Physiol.*, **11**, 1145-1149.

EISNER T., 1955. The digestion and absorption of fats in the foregut of the cockroach *Periplaneta americana* L. *J. Exp. Zool.*, **130**, 159-176.

JACOBSON G. M., YOUNG R. G., 1968. Specificities of esterases of the greater waxmoth *Galleria mellonella*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **61**, 806-809.

JANDA V. jr., KRIEG P., 1969. Proteolytische Aktivität des Mitteldarms von *Galleria mellonella* in Zusammenhang mit Wachstum und Metamorphose. *Z. vergl. Physiologie*, **64**, 288-300.

KERAMBRUN P., 1970. Mise en évidence des estérases après électrophorèse sur gel de polyacrylamide chez *Idotea baltica*, *Ligia italica*, *Sphaeroma serratum*, *Sph. hookeri* et *Sph. ghigii* (crustacés isopodes). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **271**, 438-441.

LECADET M.-M., DEDONDER R., 1966 *a*. Les protéases de *Pieris brassicae*. I. Purification et propriétés. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **48**, 631-660.

LECADET M.-M., DEDONDER R., 1966 *b*. Les protéases de *Pieris brassicae*. II. Spécificité. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **58**, 661-691.

NAQUI S. N. H., ASHRAFI S. H., QADRI M. A. H., 1967. Quantitative determination of acid and alcaline phosphatase in different parts of the alimentary canal of desert locust *Schistocerca gregaria* FORSKAL. *Pakist. J. Sc. Indus. Res.*, **10**, 204-207.

NAQUI S. N. H., ASHRAFI S. H., QADRI M. A. H., 1968. Phosphomonoesterase activity in the life cycle stages of *Schistocerca gregaria*. *Canad. Ent.*, **100**, 649-655.

NARDON P., PLANTEVIN G., 1970 *a*. Utilisation d'une microméthode (Auxotab) pour la recherche qualitative d'activités enzymatiques dans les tissus d'insectes. Hémolymphe. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **271**, 2137-2140.

NARDON P., PLANTEVIN G., 1970 *b*. Ovaires et embryons. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **271**, 2350-2353.

O'BRIEN R. D., 1967. *Insecticides. Action and Metabolism*. Academic Press. N. Y. and London, 332 p.

PLANTEVIN G., NARDON P., 1970. Histologie et activité sécrétoire de l'intestin moyen des larves de *Pieris brassicae* et *Galleria mellonella*. Évolution au cours de la mue larvaire et de la nymphose chez *Galleria mellonella*. *Ann. Zool.-Écol. anim.*, **2**, 25-50.

PLANTEVIN G., NARDON P., LAVIOLETTE P., 1968. Évolution de l'activité enzymatique du mésentéron de larves de *Galleria mellonella* en culture. *Second International Colloquium on Invertebrate Tissue Culture*. Tremezzo, 81-101.

PRZELECKA A., 1963. Cytochemical investigations on lipid assimilation by the caterpillars *Galleria mellonella* L. *Folia Biol.*, **11**, 353-417.

ROBINSON D., 1956. The fluorimetric determination of β-glucosidase : its occurrence in the tissues of animals including insects. *Biochem. J.* **63**, 39-44.

WATERHOUSE D. F., 1955. Functional differentiation of the hindgut epithelium of the blowfly larva into longitudinal bands. *Aust. J. Biol. Sci.*, **8**, 514-529.

Ann. Zool. - *Écol. anim.*, 1972, **4** (2), 249-254.

NOTE

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE D'UNE MIGRATION D'*ADONIA 11 NOTATA* SCHN. (*COLEOPTERA, COCCINELLIDAE*) PAR MARQUAGE AVEC L'IRIDIUM 191 STABLE

G. IPERTI et L.-A. BUSCARLET *

Station de Zoologie et de Lutte biologique, I. N. R. A., 06-Antibes

* *Département de Biologie, Service de Radio-Agronomie, C. E. N., 13 - Cadarache*

RÉSUMÉ

Pour faciliter l'analyse des caractérisiques migratoires d'une Coccinelle aphidiphage : *Adonia 11 notata* SCHN., l'utilisation d'éléments marqués semble tout indiquée. Parmi eux, un isotope stable, l'iridium-191, fut choisi pour réaliser les expérimentations.

Cette note résume :

— les modalités d'utilisation d'une telle technique au laboratoire et sur le terrain,

— et les résultats obtenus lors de ces deux séries d'essais.

A 15 jours d'intervalle, le 1er et le 16 juillet 1970, deux lâchers d'une centaine d'adultes femelles marqués furent réalisés à Saint-Amand (Vaucluse).

Une semaine après, c'est-à-dire respectivement le 8 et le 23 juillet, 35 et 65 adultes furent récoltés sur le même sommet attractif.

Seule l'analyse du deuxième échantillon s'avéra positive. En effet, le prélèvement du 1er échantillon n'intervint qu'au tout début de la migration.

Cette expérimentation doit être considérée comme un travail préliminaire à une étude plus approfondie des phénomènes migratoires qui règlent en partie le comportement naturel d'*A. 11 notata*.

A des époques définies de l'année certains insectes effectuent des migrations actives et orientées. L'analyse d'un phénomène écologique aussi spectaculaire revêt une importance essentielle dans la détermination du comportement naturel des populations entomophages. Appliquée aux

coccinelles, cette étude se heurte à de grandes difficultés d'observation directe (K.S. HAGEN, 1952). Pour la faciliter l'utilisation d'éléments marqués paraît tout indiquée.

Parmi les *Coccinellidae* aphidiphages *Adonia 11 notata* SCHN. présente de remarquables caractéristiques migratoires et grégaires (I. HODEK et J. CERKASOY, 1958; G. IPERTI, 1965). Espèce monovoltine elle se multiplie aux mois de mai et de juin dans les basses plaines de culture. Puis, dans le sud-est de la France, chaque année à partir du début du mois de juillet, les adultes de première génération quittent les zones d'activité pour gagner par un vol orienté les sommets des montagnes avoisinantes, où ils se groupent en rassemblements importants dans un nombre très limité d'abris.

Afin de déterminer le degré d'attractivité d'un sommet donné et de situer avec précision l'emplacement des surfaces cultivées qu'il draine, une expérimentation fut entreprise en 1970 à Saint-Amand dans le Vaucluse.

La technique de marquage utilisée fait appel à un isotope stable. Préféré aux radioisotopes, son emploi limite les risques de contamination de l'environnement pendant la migration des insectes. Ce procédé impose l'adjonction aux organismes vivants d'un élément supplémentaire, habituellement absent de leurs tissus. Après capture, la révélation de ce nouvel élément s'effectue par radioactivation dans un réacteur nucléaire. Les radiations spécifiques émises par le radioisotope formé permettent de discriminer les insectes marqués des autres. L'iridium-191 choisi dans cet essai présente des caractéristiques favorables de radioactivation. L'isotope 192 formé dans la pile émet plusieurs raies gamma absentes chez l'insecte témoin irradié (LASCÈVE, BUSCARLET, BOSSY, 1971). Pour des raisons de commodité on applique une solution d'iridium-191, sur les insectes, par pulvérisation.

Tour à tour on résumera dans cette note :

— les essais préliminaires effectués au laboratoire (I)

— et les essais réalisés sur le terrain (II)

avant

— de faire état des résultats obtenus (III)

— et de les discuter (IV).

I. — ESSAIS PRÉLIMINAIRES

Avant d'entreprendre une opération de marquage sur le terrain, une mise au point préliminaire s'avère nécessaire. Elle poursuit un double but :

— l'évaluation de la quantité d'éléments qui reste fixée sur l'insecte après pulvérisation et séchage;
— et la détermination de la persistance du marquage dans le temps, selon la concentration de la solution d'iridium pulvérisée.

Pour réaliser ce travail, à la méthode qui utilise l'Iridium stable (0,004 µg d'Ir/µl, sous forme d'$H_2Ir_2Cl_6$) on ajoute les techniques isotopiques, non destructives des échantillons analysés. Leur mise en œuvre entraîne plus de souplesse dans l'étude de l'évolution du marquage dans le temps. L'emploi du phosphore-32 (5 µCi/ml) et de l'iridium-192 (5 µCi/ml) radioactifs permet de suivre périodiquement la quantité du traceur fixé après pulvérisation et séchage. Afin de conserver vivantes les coccinelles, on les place à 23°C et 60-70 p. 100 d'HR dans un cylindre aéré qui renferme de la nourriture aphidienne (*Myzus persicae* SULZ., sur choux).

Les résultats enregistrés peuvent ainsi se résumer :

1° Le volume de la solution fixée au départ oscille entre 2,5 et 3,5 µl par individu. On le détermine par la radioactivité retrouvée sur l'insecte et il correspond à 0,012 µg de Ir-191 en moyenne.

2° Après 10 jours, le pourcentage de radioactivité qui persiste sur la coccinelle atteint 20 p. 100 pour ^{32}P et ^{191}Ir.

3° Après 20 jours, il reste environ 9 p. 100 de la radioactivité. Cette quantité demeure proche du seuil de détection de 0,001 µg pour 10 minutes d'irradiation et 1 heure de spectrométrie.

II. — ESSAIS SUR LE TERRAIN

A quinze jours d'intervalle au mois de juillet, deux expérimentations furent effectuées à Saint-Amand ; chacune d'elles se divise en quatre phases :

1° Le marquage des coccinelles au laboratoire,
2° leur lâcher en plaine,
3° leur capture sur le sommet attractif,
4° et leur réactivation au laboratoire.

1° Le jour du lâcher, une centaine de jeunes femelles d'*A. 11 notata* multipliées au laboratoire sont marquées. Pour cela,on pulvérise sur les insectes une solution à 0,04 µg/µl d'iridium stable (concentration dix fois supérieure à celle utilisée auparavant, pour améliorer la détection). Puis on sèche les coccinelles et on les transporte sur le terrain.

2° Amenées en plaine (altitude 395 mètres) en un lieu situé au sud et à environ 1,5 km de distance du sommet de Saint-Amand (altitude 732 mètres), les coccinelles furent libérées vers 12 heures sur un terrain aride et desséché.

Deux essais eurent lieu le 1er juillet et le 16 juillet 1970 dans des conditions écologiques et météorologiques assez différentes mais incompatibles avec une observation directe et convenable du phénomène migratoire.

— Le 1er juillet 1970, aucune coccinelle n'avait encore atteint le sommet attractif ; la migration n'était pas encore commencée.

La journée du 1er juillet ne réunissait pas tous les facteurs météorologiques favorables à l'envol des prédateurs, malgré le soleil (température moyenne 24-25°C et mistral non négligeable 3,5 à 5 m/s)

— Le 16 juillet 1970, la migration avait commencé car on trouvait des coccinelles sur le sommet attractif depuis environ 8 jours.

Par contre, aucune condition météorologique favorable à l'envol des *A. 11 notata* n'était réalisée (température basse 20°C et mistral fort 14 à 27 m/s).

3° Sept jours après leur lâcher dans la plaine, un certain nombre de coccinelles furent chaque fois récoltées au sommet de Saint-Amand pour contrôler la présence d'éléments marqués :

Le 8 juillet 1970 au début de la migration, 35 adultes seulement furent capturés.

Le 23 juillet, on limita volontairement la récolte à 65 adultes.

4° Ramenés au laboratoire du C. E. A. ces deux prélèvements firent l'objet d'une analyse selon la technique décrite ci-après. On place les coccinelles dans un furet qui séjourne 10 minutes dans le réacteur (pile piscine Pégase du centre de Cadarache). Après un temps de refroidissement de 1 à 2 mois on analyse le prédateur par spectrométrie gamma et la discrimination s'effectue à partir des raies caractéristiques de l'Ir-192, visibles sur la figure 1.

III. — RÉSULTATS

Afin d'augmenter la résolution de la détection, insuffisante avec un scintillateur Na I (Tl) (utilisé dans la mise en évidence des éléments marqués appliqués au carpocapse par ingestion), les échantillons sont mesurés avec une diode germanium-lithium. Pour conserver la même sensibilité, le temps de comptage est porté à 10 heures et plus.

— Dans les échantillons en provenance de la 1re capture réalisée le 8-8-70, on ne détecte pas la présence d'Iridium.

— Dans les échantillons en provenance de la 2e capture réalisée le 23-7-70 on détecte la présence d'iridium dans l'échantillon global des mâles et des 32 femelles récoltées. Le fractionnement de ce dernier lot en 2, 4 et 8 parties conduit à une détection de plus en plus diffuse de l'iridium.

Cela indique une répartition égale, mais faible dans chaque 1/8 de l'échantillon global. La figure 1 montre la spectrographie d'un lot de 16 femelles capturées à Saint-Amand le 23-7-70. Elle présente les raies caractéristiques qui apparaissent sur la spectrométrie d'un iridium-192.

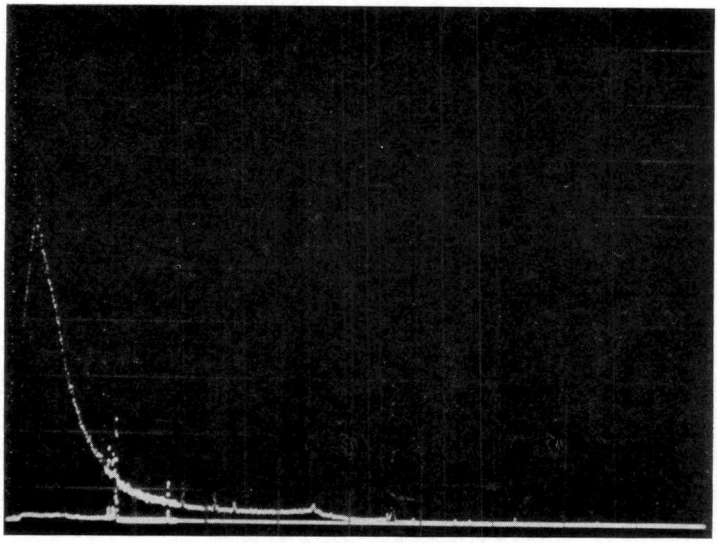

FIG. 1 A. — *Spectrographie d'un lot de 16 femelles capturées à Saint-Amand le 23-7-70 présentant les raies caractéristiques de l'iridium (en haut) comme le montre le spectre d'un étalon iridium par radioactivité dans les mêmes conditions (en bas)* (temps de comptages respectifs 10 h et 10 mn).

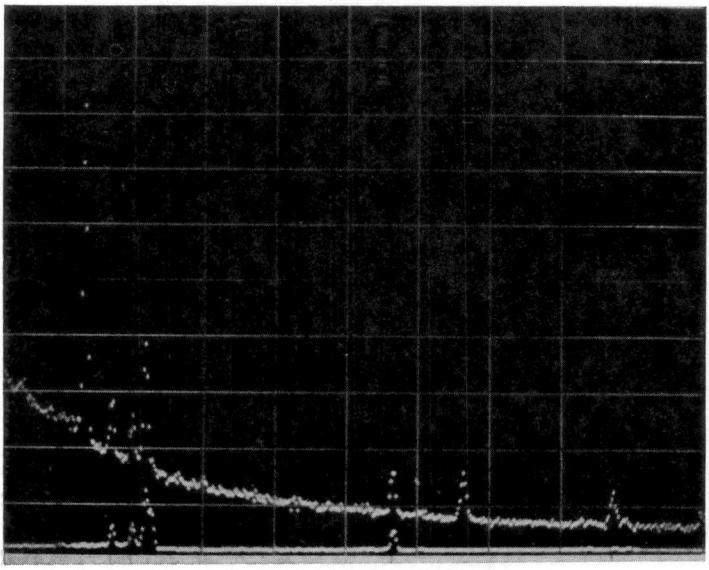

FIG. 1. B. — *Agrandissement des spectres précédents*

IV. — DISCUSSION

Les résultats obtenus peuvent à première vue paraître contradictoires. Mais en fait, la récolte du 1er échantillon, quantitativement très faible (35 individus seulement) intervint au tout début de la migration. L'absence de coccinelles marquées s'explique aisément par le nombre restreint d'*A. 11 notata* soumis au processus migratoire et ne permet pas de préjuger de la valeur de la méthode utilisée.

D'ailleurs 15 jours plus tard, lors de la deuxième récolte portant sur un plus grand nombre de prédateurs et volontairement limitée à 65 individus, l'analyse de l'échantillon s'avéra positive. Par contre, la mise en évidence assez difficile de l'iridium sur les coccinelles examinées pose de nombreux problèmes techniques. Entre autres ceux :

— de la persistance, dans les conditions naturelles, du marquage réalisé par pulvérisation,
— et de la dissémination de l'élément stable par frottage au sein d'un groupe d'insectes qui forment d'importants agrégats.

CONCLUSION

Les deux essais effectués en juillet 1970 à Saint-Amand s'avèrent très encourageants. Ils ont permis ou permettront :

— d'établir avec précision l'époque de la migration d'*A. 11 notata* dans une région donnée,
— de déterminer avec certitude la partie de la plaine, sur laquelle le sommet de Saint-Amand exerce une attraction,
— et d'estimer les possibilités migratoires limitées de cette espèce de coccinelle (de l'ordre de quelques km seulement).

De toute évidence, il faut considérer cette expérimentation comme préliminaire à la réalisation d'une étude plus approfondie des phénomènes migratoires qui règlent en partie le comportement naturel d'*A. 11 notata*.

Reçu pour publication en février 1972.

SUMMARY

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF A MIGRATION OF *ADONIA II NOTATA* SCHN. (*COLEOPTERA, COCCINELLIDAE*) BY MARKING WITH STABLE IRIDIUM-191

In order to facilitate analysis of the migratory characteristics of an aphidophagous Coccinellid : *Adonia 11 notata* SCHN. the use of marked elements appears to be highly suitable. From amongst them, a stable isotope, iridium 191 was chosen for the experiments.

This account summarizes :

— the methods of using such a technique in the laboratory and in the field,

— and the results obtained from these two series of experiments.

Two releases of one hundred marked adult females were carried out with a 15 days interval 1st and 16 th July, at Saint-Amand (Vaucluse).

One week later, *i. e.* 8th and 23 rd July respectively, 25 and 65 adults were collected on the same attractive summit.

Only the analysis of the second sample proved positive. Indeed, the first sampling occured just at the beginning of migration only.

This experiment must be considered as preliminary work to further studies on the migratory phenomena which induces, in part, the natural behaviour of *A. 11 notata*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

HAGEN K. S., 1962. Biology and ecology of predators *Coccinellidae*. ***Ann. Rev., Ent.*** **7**, 289-326.

HODEK I, CERKASVO J., 1958. A study of the imaginal hibernation of *Semiadalia undecimnotata* SCHN. in the open. *Acta Soc. Zool. Bohemoslov*, **22**, 180-192.

IPERTI G., 1965. Perspective d'utilisation rationnelle des coccinelles aphidiphages dans la protection des cultures. *90e Congrès des Sociétés savantes de Nice*, tome II, 543-555.

LASCÈVE G., BUSCARLET L.-A., BOSSY A., 1971. Analyse par radioactivation de carpocapses marqués avec de l'iridium-191 (à paraître dans *I. J. A. R. I.*).

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (2), 255-259.

NOTE TECHNIQUE

ÉLEVAGE D'*APANTELES FLAVIPES* CAMERON (*HYM. BRACONIDAE*) AU LABORATOIRE SUR DEUX ESPÈCES DU GENRE *DIATRAEA* GUILD. (*LEP. PYRALIDAE*)

P.-F. GALICHET
avec la collaboration technique de A. JEAN-BART

Station de Zoologie et de lutte biologique,
Centre de Recherches agronomiques des Antilles et de la Guyane, I. N. R. A.,
Petit-Bourg (Guadeloupe)

RÉSUMÉ

A. flavipes parasite certaines espèces de Lépidoptères dont les larves vivent en mineuses dans les tiges de Riz, de Canne à sucre ou de Maïs. Il a été introduit à la Guadeloupe en 1969 pour lutter contre *Diatraea saccharalis* F.

Deux méthodes d'élevage sont décrites : la première dans laquelle l'hôte est entièrement élevé au laboratoire sur milieu artificiel, la seconde basée sur la récolte de larves de *D. impersonatella* WLK. dans la nature, l'élevage au laboratoire étant limité à la période de la vie larvaire qui correspond au développement du parasite endophage.

Aux Antilles françaises, la présence de *Diatraea saccharalis* F. et *D. impersonatella* WALK, en Guadeloupe, auxquelles s'ajoute *D. centrella* MOSH. en Martinique, fait subir un grave préjudice à la culture de la Canne à sucre. L'introduction de trois Tachinaires parasites, *Metagonistylum minense* TNS, *Lixophaga diatraeae* TNS, et *Paratheresia claripalpis* WULP. réalisée entre 1938 et 1952 a amélioré considérablement la situation sanitaire (SIMMONDS, 1955). Toutefois, et notamment dans les localités les plus sèches et les plus ventilées, les dégâts restent souvent importants.

Apanteles flavipes CAMERON est un Hyménoptère Braconide parasite de larves de Lépidoptères dans l'Ancien Monde. En dépit d'une situation taxonomique longtemps confuse, on admet généralement que cette espèce est originaire d'Extrême-Orient. Elle fut introduite en différents pays dans une perspective de lutte biologique. En Orient, ces interventions furent dirigées d'une part contre des Pyrales ou Noctuelles mineuses du riz, *Tryporyza incertulas* WLK., *Chilo* spp.,

Sesamia spp. et d'autre part contre des mineuses de la Canne à sucre appartenant également, aux genres *Chilo* et *Sesamia* (YASUMATSU, 1964 ; CENDANA et CALORA, 1964).

En Amérique, les introductions sont plus récentes. Elles visent uniquement *D. saccharalis* F. Dans cette partie du monde, un résultat positif fut récemment obtenu à la Barbade (ALAM *et al.*, 1970). D'autres tentatives sont actuellement en cours dans l'archipel antillais ainsi qu'au Brésil, tandis qu'elles sont momentanément ou définitivement interrompues pour des raisons diverses au Pérou et aux Bahamas. Aux États-Unis un essai de naturalisation s'est soldé par un échec. L'exemple de la Barbade démontre que *A. flavipes* est susceptible de s'adapter à des climats relativement secs. Il pourrait donc jouer un rôle très utile dans les zones climatiques correspondantes des Antilles françaises.

La multiplication artificielle de ce parasite dans le pays d'introduction est toujours entreprise en prenant comme hôte l'insecte que l'on désire y combattre. En Guadeloupe un choix est possible entre les deux espèces du genre *Diatraea* : l'acceptation de l'une ou de l'autre par le parasite est satisfaisante et le développement ultérieur est similaire. Enfin ces insectes peuvent faire l'objet d'un élevage de masse au laboratoire.

Deux méthodes peuvent être envisagées. Dans la première, l'élevage de l'hôte est entièrement réalisé au laboratoire tandis que dans la seconde cet élevage est limité à la fraction de la vie larvaire qui correspond au développement du parasite. Il est alors nécessaire de disposer dans la nature d'une source abondante et régulière d'insectes afin d'approvisionner les élevages. Ce cas est celui de la Guadeloupe où il est relativement facile de récolter toute l'année et en grand nombre les larves de *D. impersonatella* dans les peuplements d'une graminée spontanée, *Paspalum* sp. En Martinique où cette ressource n'existe pas, en raison de la rareté de la graminée sauvage, la première méthode serait à utiliser. Il faut noter que cette dernière est parfois appliquée en effectuant la récolte de *D. saccharalis* dans les plantations de Canne à sucre, mais la recherche des larves de l'insecte dans ces conditions est lente et exige par conséquent une main-d'œuvre abondante. Enfin, il se trouve toujours parmi les larves récoltées une plus ou moins grande proportion d'insectes naturellement parasités, soit par *A. flavipes*, soit par divers entomophages. Cette dernière méthode fut cependant mise en pratique avec succès à la Barbade et est actuellement à l'étude au Pérou. Elle est d'ailleurs employée dans quelques pays d'Amérique du Sud pour la multiplication de diverses Tachinaires.

En Guadeloupe, dans un premier temps qui correspond à la période de quarantaine du nouveau parasite, le choix se fixe sur la première de ces méthodes en retenant *D. saccharalis* comme hôte en raison de son cycle biologique plus court et de sa résistance plus grande vis-à-vis d'une maladie à virus cytoplasmique. Au moment d'aborder la période de multiplication [1] proprement dite, il apparaît préférable d'employer la méthode mixte de récolte suivie d'élevage de *D. impersonatella*.

TECHNIQUE D'ÉLEVAGE

L'élevage de l'hôte phytophage est effectuée dans un local maintenu à une température constante de 29°, pour une hygrométrie de 90 p. 100. Le milieu alimentaire est artificiel [2] ; sa composition s'inspire de celle préconisée par différents auteurs pour l'élevage d'*O. nubilalis* HUB.

[1] Cette multiplication est confiée au Centre technique de la Canne et du Sucre dont nous remercions le directeur, M. LEMAIRE, pour son efficace collaboration.

[2] Composition du milieu utilisé pour *D. saccharalis* F.

Eau	680 cm³	Sels de Wesson	8 g
Agar	20 g	Acide ascorbique	4
Haricot en grain pulvérisé	40	Cholestérol	2,4
Cellulose	24	Acide benzoïque	1,0
Caséine	28	Mélange vitaminé (N. B. Co)	16
Sucre	14	Benzoate de méthyle	1,6
Levure	24	Huile de germe de blé	1,6 cm³

(Beck, 1950). Des formules simplifiées pour l'élevage des Lépidoptères furent publiées par divers auteurs (Shorey, 1963 ; Shorey et Hale, 1965). Poitou et Bues (1970) montrent que la fécondité des adultes de Noctuelles peut demeurer excellente dans ces conditions. Cependant Bowling (1967) enregistre une baisse de fertilité pour *D. saccharalis*. Dans le cas présent, sans qu'aucune recherche n'ait été entreprise à ce propos, la formule précédente fut parfois simplifiée : omission du complexe vitaminique par exemple, sans inconvénient semble-t-il pour le développement larvaire.

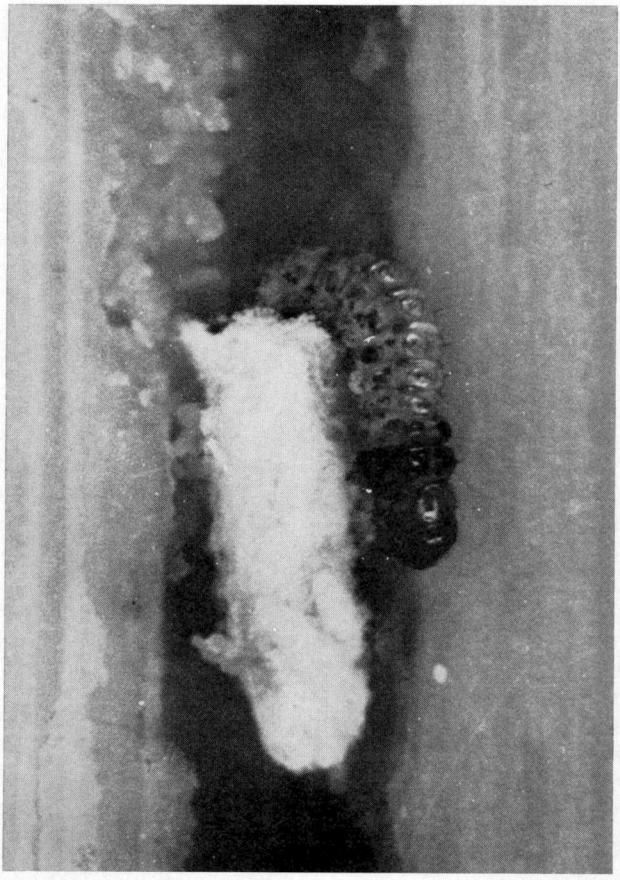

Fig. 1. — *Cocons d'*Apanteles flavipes *groupés sur un cadavre de larve âgée de* Diatraea saccharalis

Les adultes qui présentent une apparence saine sont disposés par petits groupes dans des cages cylindriques en papier. Ils sont alimentés avec de l'eau miellée. Chaque jour les coplaques déposées sur les parois sont prélevées et désinfectées par trempage dans l'eau de javel à 5 p. 100 additionnée d'un agent mouillant (2 p. 1 000) pendant 5 minutes. Les œufs sont mis à incuber à 29° et éclosent quatre jours plus tard.

Les jeunes larves sont groupées par dix dans des tubes en matière plastique d'une contenance de 16 cm^3 remplis au tiers par l'aliment et fermés par un tampon de coton fortement compressé.

Après quinze jours passés à 29° les larves qui sont alors parvenues au 4e stade sont transférées sur des fractions de Canne. En effet, lorsque les larves de l'hôte sont proposées aux femelles d'*A. flavipes* au sortir du milieu artificiel, le pourcentage de femelles qui acceptent l'hôte s'abaisse

considérablement. Les motifs de ce comportement ne sont pas connus et font l'objet de recherches.

Après 48 heures les larves sont présentées aux femelles du parasite ; celles-ci sont isolées dans un petit tube à l'intérieur duquel est introduite une larve de l'hôte sommairement immobilisée. Il est également possible d'introduire directement l'hôte à parasiter dans les cages où sont groupés les adultes d'*A. flavipes*.

La ponte est rapidement déposée dans le corps de l'hôte qui est ensuite remis en élevage, soit sur milieu artificiel, soit sur Canne.

Lorsque la multiplication se réalise à partir de larves récoltées dans la nature, ces dernières sont immédiatement proposées aux femelles d'*A. flavipes* et mises en élevage dès qu'elles ont été parasitées.

La sortie des parasites s'effectue 10 à 15 jours plus tard. Les larves forment des cocons soyeux agglomérés les uns aux autres sur la dépouille de l'hôte. Le nombre de ces cocons est variable ; la moyenne dans un élevage de masse est de 20 à 30 (fig. 1).

Ces cocons sont collectés et groupés. A l'éclosion, les femelles sont fécondées sans délai par les mâles qui naissent simultanément. Les adultes sont transférés dans des cages d'où les femelles sont prélevées au fur et à mesure des besoins. Les adultes vivent deux à trois jours en élevage. Ils sont alimentés sur des pastilles de gélose miellée et pourvus en eau. A 25° la durée du cycle d'*A. flavipes* est d'environ 20 à 25 jours. C'est au stade adulte que les insectes sont libérés dans les parcelles de Canne à sucre, de préférence le jour même de leur éclosion.

Cet élevage qui serait dans l'ensemble facile se heurte cependant aux deux obstacles déjà mentionnés : d'une part la présence d'une maladie à virus chez les deux hôtes utilisables, d'autre part certaines difficultés pour obtenir la ponte du parasite.

Dans la nature comme dans les élevages, les larves de *D. impersonatella* paraissent plus fréquemment atteintes de virose que celles de *D. saccharalis*. Ces viroses se manifestent chez l'une et l'autre espèce par un ralentissement du développement larvaire et une mortalité sévère. Les adultes présentent souvent des malformations des ailes ou de l'abdomen. Le soin apporté dans le choix des géniteurs et la stérilisation externe des pontes limitent l'apparition des cas de virose, sans l'éviter totalement.

L'oviposition chez *A. flavipes* est parfois soumise à des inhibitions encore inexpliquées : au cours de certaines séances de ponte le taux d'acceptation de l'hôte par les femelles atteint 80 à 90 p. 100 des insectes utilisés, à d'autres moments il tombe au-dessous de 10 p. 100. On soupçonne déjà l'influence de l'alimentation de l'hôte dans ce phénomène, mais d'autres facteurs pourraient intervenir et les travaux se poursuivent pour tenter de les mettre en évidence.

Les méthodes qui sont décrites ici sont utilisées depuis une année et permettent de multiplier d'une manière satisfaisante l'auxiliaire introduit. Plus de 100 000 insectes ont déjà été libérés. Le rythme actuel de production peut être aisément accru et permettre d'atteindre l'objectif de 200 000 entomophages annuellement. Les premiers adultes d'*A. flavipes* furent retrouvés en Guadeloupe trois mois après le début des opérations d'introduction.

Reçu pour publication en février 1972.

SUMMARY

REARING *A. FLAVIPES* CAM. IN THE LABORATORY WITH *D. SACCHARALIS* F. (LEP. *PYRALIDAE*) OR *D. IMPERSONATELLA* WLK. AS HOSTS

A. flavipes is a parasite of Lepidopterous larvae which bore into the stems of Corn, Rice or Sugar cane. It is introduced to Guadeloupe (F. West Indies) in 1969 in an attempt to aid to the biological control of *D. saccharalis*.

Two methods of rearing are described, in the first one the host is entirely bred in the laboratory on an artificial diet, in the second one larvae of *D. impersonatella* are easily collected in stands of wild grasses (*Paspalum* sp.). Rearing in the laboratory is thus limited to the time which follows parasitization.

RESUMEN

CRIA DE *A. FLAVIPES* (HYM. *BRACONIDAE*) CAM. EN EL LABORATORIO SOBRE DOS ESPECIES DEL GENERO *DIATRAEA* GUILD. (LEP. *PYRALIDAE*)

A. flavipes es un parasito de larvas de Lepidopteros que barrenan los tallos del Maiz, Arroz o caña de Azucar. El insecto fue introducido a Guadalupe (las Antillas francesas) en el año 1969 para mejorar el control biologico de *D. saccharalis* en las canaverales.

Dos metodos estan descritos para criar el parasito. En el primero el huesped esta completamente criado en el laboratorio sobre una media artificial. En el secundo metodo las larvas de *D. impersonatella* estan recolectadas en los poblamientos naturales de una graminea espontanea *Paspalum* sp. De esta manera es posible limitar la cria en el laboratorio a la ultima fraccion de la vida larvaria.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALAM M. M., BENNETT F. D., CARL K. P., 1970. Biological control of *Diatraea saccharalis* F. in Barbados by *Apanteles flavipes* CAM. and *Lixophaga diatraeae* TNS. *VII^e Congrès Protection des Végétaux*, Paris.

BECK S. S., 1950. Nutrition of the European Corn borer *Pyrausta nubilalis* HBN. Some effects of diet on larval growth characteristics. *Physiol. Zool.*, **23**, 353-361.

BOWLING C. C., 1967. Rearing two Lepidopterous Pests of rice on a common artificial diet. *Ann. Entom. Soc. Amer.*, **60**, n° 6.

CENDANAN S. M., CALORA F. B., 1964. Insect Pests of rice in the Philippines. In *The Major Insect Pests of the Rice plant I. R. R. I.*, John Hopkins Press, U. S. A.

POITOU T. S., BUES R., 1970. Élevage de plusieurs espèces de Lépidoptères *Noctuidae* sur milieu artificiel riche et sur milieu artificiel simplifié. *Ann. Zool.-Écol. anim.*, **2** (1), 79-91.

SHOREY H. H., 1963. A simple artificial rearing medium for the cabbage looper. *J. econ. Entomol.*, **56**, 536-537.

SHOREY H. H., HALE R. L., 1965. Mass rearing of the larvae of nine Noctuid species on a simple artificial medium. *J. econ. Entomol.*, **58**, 3, 522-524.

SIMMONDS F. J., 1965. Establishment of parasites of *Diatraea saccharalis* F. in Dominica (British West Indies) and Guadeloupe (French West Indies). *Trop. agric.* **32**, 198-200.

YASUMATSU K., 1964. The possible control of Rice stem borers by the use of natural ennemies. In *The Major Insect Pests of the Rice plant I. R. R. I.*, John Hopkins Press, U. S. A.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (2), 261.

CHRONIQUE DES LIVRES

DEN BOER (P. J.), GRADWELL (G. R.), éd. — DYNAMICS OF POPULATIONS. PROCEEDINGS OF THE ADVANCED STUDY INSTITUTE ON « DYNAMICS OF NUMBERS IN POPULATIONS », Oosterbeek, the Netherlands, 7-18 september 1970. Wageningen, Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 608 p., 1970.

Ce Séminaire sur la Dynamique des Populations a permis de faire le point sur les multiples recherches effectuées dans ce domaine depuis la dernière Conférence qui s'était tenue sur ce sujet en 1957 (« Cold Spring Harbor Symposium, nº 22 on Populations studies : Animal Ecology and Demography »).

Des méthodes variées ont été mises au point et de nombreuses idées nouvelles se sont développées au cours de ces dernières 15 années, et une confrontation des chercheurs de différents pays étudiant divers groupes d'organismes s'avérait fructueuse.

Les 40 rapports présentés sont groupés sous les chapitres suivants :

— la dynamique des populations en général,
— l'importance de l'hétérogénéité, de la complexité, et de la dispersion,
— l'importance de l'environnement physique,
— interactions à l'intérieur d'une population,
— interactions entre des populations en général,
— relations parasite-hôte et prédateur-proie,
— l'intervention humaine : l'exploitation des populations marines,
— l'intervention humaine : les introductions faites en Australie,
— analyses spéciales de populations : les populations d'oiseaux,
— conclusions.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (2), 263.

CONTENTS

Y. DE LUCA. — Descriptive catalogue of the insects of the french West Indies. 4 — *Coleoptera : Bruchidae* 103

T. YOUNES. — Mathematical expression of some morphological characters of *Xiphinema* genus (*Nematoda : Dorylaimida*) 109

J.-C. CAYROL, Simone COMBETTES. — Histopathological study of the Chrysanthemum leaves eelworms disease in monoxenic cultures 119

L. BONNEMAISON. — Aphids and insecticide treatments of the apple-tree. I. — Factors of rapid aphidian multiplication on the apple-tree 129

L. BONNEMAISON. — Aphids and treatments of apple-tree with insecticides. II. — Treatments with insecticides and miticides 151

J. MISSONNIER. — Natural enemies of the mangold fly (*Pegomyia betae* CURT., *Diptera Muscidae*) 169

C. BÉNASSY, Ch. PINET. — Notes on *Unaspis yanonensis* KUW. (*Homoptera Diaspidinae*) in the « Alpes-Maritimes » 187

R. PHILIPPE. — Biology of the reproduction of *Chrysopa perla* (L.) (*Neuroptera, Chrysopidae*) and effect of imaginal nutrition 213

G. PLANTEVIN, P. NARDON. — Application of a micro detection method to the qualitative analysis of enzymatic activities in insect tissues. Gut of the insects 229

Notes :

G. IPERTI, L.-A. BUSCARLET. — Contribution to the study of a migration of *Adonia 11 notata* SCHN. (*Coleoptera, Coccinellidae*) by marking with stable iridium 191 249

P.-F. GALICHET. — Rearing *A. flavipes* CAM. in the laboratory with *D. saccharalis* F. (*Lep. Pyralidae*) or *D. impersonatella* WLK. as hosts 255

Book review 261

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé :* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats,* à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusions;* f) *titre et résumé* anglais ou destinés à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals,* ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état défintif* soit *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 19 × 12,5 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité pour les tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. Bibliotti, Centre national de Recherches agronomique 78 - Versailles, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Zoologie.

Le directeur de la publication: M.-L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 7-1972.

Dépôt légal: 3e trimestre 1972. N° d'impression: 948.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1971	France	Étranger	Le N°
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 nos par an	125 F	135 F	25 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE ZOOLOGIE - ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 nos par an	75 F	80 F	25 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES D'HYDROBIOLOGIE, 2 nos par an	50 F	55 F	35 F
ANNALES D'ÉCONOMIE ET DE SOCIOLOGIE RURALES, 2 nos par an.	40 F	44 F	20 F

APIDOLOGIE, 4 nos par an — Abonnement : France : 30 F
Étranger sauf R. F. A. : 35 F
— Le numéro : France : 9 F
Étranger sauf R. F. A. : 10 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Lombriciens de France, Écologie et Systématique par M.-B, Bouché.
671 p., 1972 ..... 150,00 F

IIIe Conférence du Groupe consultatif des Statisticiens forestiers. Jouy-en-Josas, 7-11 septembre 1970.
332 p., 1972 ..... 139,75 F

Symposium international sur le Soufre en Agriculture. Versailles, 3-4 décembre 1970.
412 p., 1972 ..... 50,00 F

Organismes du Sol et production primaire — IVe Colloquium pedobiologiae, Dijon 14-19 septembre 1971.
588 p., 1972 ..... 65,00 F

La lutte biologique en forêt, Pont-à-Mousson, 12-14 novembre 1969.
212 p., 1971 ..... 45,00 F

VIIIe Symposium européen sur les maladies à virus des arbres fruitiers. Bordeaux, 24-30 juin 1970.
560 p., 1971 ..... 65,00 F

Essai de programmation de la Recherche (Département agronomie) par **D. Macquart, R. Gras, J. Mamy, L. Turc, J.-P. Deffontaines.**
70 p., 1971 ..... 30,00 F

Quatrième Congrès mondial I. A. A. L. D., Paris 20-25 avril 1970.
342 p., 1971 ..... 53,75 F

Les maladies des plantes - Modes de développement et méthodes de lutte. Traduit de l'anglais par **J. Louvet.**
236 p., 1971 ..... 43,00 F

Les maladies des plantes maraîchères par **C.-M. Messiaen et R. Lafon. 2e édition mise à jour.**
441 p., 1971 ..... 64,50 F

Techniques d'études des facteurs physiques de la Biosphère.
544 p., 1970 ..... 86,00 F

Comptes rendus de la 4e Conférence trisannuelle de l'Association européenne pour la Recherche sur la pomme de terre, Brest, 8-13 septembre 1969.
298 p., 1970 ..... 48,37 F

Colloque franco-soviétique sur l'utilisation des entomophages, Antibes, mai 1968.
134 p., 1970 ..... 35,00 F

Symposium sur la physiologie de la coquille de l'œuf.
280 p., 1970 ..... 70,00 F

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78 - Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.
A Paris, bureau de vente : 11, rue Jean-Nicot.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (2).

TABLE DES MATIÈRES

Y. DE LUCA. — Catalogue raisonné des insectes des Antilles françaises. 4 — *Coleoptera: Bruchidae* 103

T. YOUNES. — Expression mathématique de quelques caractères morphologiques de *Xiphinema* (*Nematoda, Dorylaimida*) 109

J.-C. CAYROL, Simone COMBETTES. — Étude histopathologique de l'anguillulose des feuilles du Chrysanthème sur cultures monoxéniques 119

L. BONNEMAISON. — Aphides et traitements insecticides du Pommier. I. — Facteurs des pullulations aphidiennes sur le Pommier 129

L. BONNEMAISON. — Aphides et traitements insecticides du Pommier. II. — Traitements insecticides et acaricides 151

J. MISSONNIER. — Les ennemis naturels de la Mouche de la betterave observés en France de 1949 à 1963 (*Pegomyia betae* CURTIS, *Diptera Muscidae*) 169

C. BÉNASSY, Ch. PINET. — Notes bio-écologiques sur *Unaspis yanonensis* KUW. (*Homoptera, Diaspidinae*) dans les Alpes-Maritimes 187

R. PHILIPPE. — Biologie de la reproduction de *Chrysopa perla* (L) (*Neuroptera, Chrysopidae*) en fonction de l'alimentation imaginale 213

G. PLANTEVIN, P. NARDON. — Utilisation d'une microméthode de détection (Auxotab) pour la recherche qualitative d'activités enzymatiques dans les tissus d'insectes. Tube digestif 229

Notes:

G. IPERTI, L.-A. BUSCARLET. — Contribution à l'étude d'une migration *d'Adonia 11 notata* SCHN. (*Coleoptera, Coccinellidae*) par marquage avec l'iridium 191 stable 249

P.-F. GALICHET. — Élevage *d'Apanteles flavipes* CAMERON (*Hym. Braconidae*) au laboratoire sur deux espèces du genre *Diatraea* GUILD. (*Lep. Pyralidae*) 255

Chronique des livres 261

Contents, see page 263

Les Annales de Zoologie-Écologie animale figurent dans Current Contents

I. N. 2. 0360 26 5.